



THÈSE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par :

Université Toulouse 3 Paul Sabatier (UT3 Paul Sabatier)

Présentée et soutenue par :

Nathalie Sia Doumbou TENKIANO

Le mardi 23 mai 2017

Titre :

Macroinvertébrés benthiques et hyphomycètes aquatiques : diversité et implication dans le fonctionnement écosystémique des cours d'eau de Guinée

ED SDU2E : Écologie fonctionnelle

Unité de recherche :

Laboratoire écologie fonctionnelle et environnement, EcoLab UMR5245

Directeur(s) de Thèse :

Eric CHAUVET, DR CNRS, EcoLab, Université Paul Sabatier, Toulouse

Rapporteurs :

Cristina CANHOTO, Pr., Dép. Sciences de la Vie, Université de Coimbra, Portugal

François GUEROLD, Pr., LIEC, Université de Lorraine, Metz

Autre(s) membre(s) du jury :

Michael DOBSON, Directeur associé, APEM Limited, Edimbourg, Royaume-Uni

Philippe CECCHI, CR IRD, MARBEC, Université de Montpellier, Montpellier

Michèle TACKX, Pr., EcoLab, Université Paul Sabatier, Toulouse

Alain DAUTA, membre invité

Remerciements

Ma thèse a été réalisée dans le cadre d'une bourse octroyée par le gouvernement français à travers le service de la coopération et d'action culturelle de l'Ambassade de France en Guinée, et dont la gestion est confiée à CAMPUS France. A eux, tous mes remerciements.

Je tiens à remercier Cristina CANHOTO et François GUEROLD d'avoir accepté d'être rapporteurs de mon travail de thèse. Merci également aux autres membres de mon jury, Philippe CECCHI, Michèle TACKX et Michael DOBSON d'avoir accepté d'évaluer ce travail.

Je remercie très sincèrement Mr Eric CHAUVET pour avoir accepté de diriger ce travail. Merci pour la confiance placée en moi, ta disponibilité, ton soutien moral, matériel et financier tout au long de cette thèse. Merci d'avoir partagé ton expérience, pour tes critiques très enrichissantes et constructives mais également pour m'avoir fait découvrir ce monde spectaculaire des hyphomycètes aquatiques. Sans toi, cette thèse n'aurait vu sa fin. Je te dois toute ma reconnaissance.

Je voudrais témoigner de ma reconnaissance à Mr Alain DAUTA, pour tout ce qu'il a fait pour moi dès mes premiers pas dans la recherche. Les mots me manquent pour exprimer ce que je ressens du fond du cœur. Merci

Grand merci à Jean Luc PROBST et Franck GILBERT, Directeurs successifs d'ECOLAB pour m'avoir accueillie dans leur laboratoire.

Le succès de tout projet est sa continuité. Ma thèse est la poursuite du master de biodiversité et écologie de l'université de Kankan, qui a bénéficié de l'appui technique de l'université Paul Sabatier de Toulouse à travers le laboratoire d'écologie fonctionnelle et environnement (ECOLAB). A ce titre je remercie Pr Kaba SIDIBE, pour ses initiatives quant à la création du dit master ainsi que tous les acteurs impliqués.

Mes remerciements vont également aux autorités de l'Université Julius Nyerere de Kankan pour m'avoir permis de saisir cette opportunité de formation, et aussi pour leur soutien.

Merci à Mme Catherine DAUTA, et Mme CHAUVET, pour l'accueil chaleureux qu'elles m'ont toujours réservé, pour ces nombreux repas partagés en famille.

Merci à Magali GERINO, pour son attention et sa disponibilité, ses multiples pots qu'elle a toujours organisés pour nous (guinéens à ECOLAB).

Merci à Frédéric JULIEN pour sa disponibilité pour mes analyses de CHN, sa bonne humeur et aussi pour ces journées de promenade qu'il nous a offertes en compagnie de sa famille.

J'adresse mes sincères remerciements à Sylvain LAMOTHE, pour son aide et implication dans la détermination des macroinvertébrés et aussi les hyphomycètes aquatiques.

Grand merci à Didier LAMBRIGOT « Ergo-man » pour m'avoir initiée à la préparation des échantillons, sa disponibilité et la convivialité qui ont caractérisé nos moments de travail.

J'exprime ici ma reconnaissance à Jérémie JABIOL qui, pendant toute cette thèse, m'a assisté tant pour les analyses chimiques des essences, les déterminations des conidies d'hyphomycètes aquatiques mais surtout pour les dessins des spores. Merci à toi.

Merci à Fanny COLAS, pour sa disponibilité dans le traitement de mes données de décomposition des litières

Pendant cette thèse j'ai eu à rencontrer des personnes qui m'ont apporté leur aide à chaque fois qu'il y était nécessaire, et facilité mon intégration à EcoLab, je veux parler de Régine S., Evelyne BD., Claudine S., du côté de la gestion, Cécile, Catherine et Tchitcha, mes collègues doctorants et doctorantes de Bioref. Merci à vous !

Des personnes ont participé au bon déroulement de mes recherches, notamment sur le terrain, je pense au personnel du Centre de Recherche Agronomique de Sérédou-Macenta, à Mr Zoumanigui du service SAT, Mr Moussa DIABATE de l'Agroforesterie, aux jeunes stagiaires, Mamadi DIABATE, Dalassou, Gabriel ; ma cousine Rose pour m'avoir hébergée. Merci.

La couronne de remerciements revient à mon cher mari OULARE Faya pour son courage, sa compréhension, son soutien. Merci de pouvoir gérer mes humeurs de doctorante, d'être à mes côtés à tout instant et partager mes peines. Cette thèse a aussi été la tienne. Merci d'avoir pris la lourde charge de t'occuper de nos enfants, malgré ton calendrier professionnel très chargé, une tâche aussi difficile pour les hommes africains. Je te suis reconnaissante pour toute la vie

Merci à ma tante Pauline et mes oncles Joseph, Alphonse et Michel, pour le soutien et toutes les bonnes paroles pendant ces longues années de thèse.

Merci aussi à mes enfants qui malgré eux ont pu supporter mes absences de longues durées. Aussi pour leur participation à la manip de Kankan. A eux, tous mes sentiments.

Je remercie mes parents Maixent et Jeannette, pour leur devoir de parents qu'ils ont su assumer, de m'avoir scolarisée, suivie et encadrée durant tous les cycles de formation. Une mention particulière est faite à ma mère. Toi qui m'as apporté tout l'amour dont j'avais besoin. Mon éducation était pour toi une priorité. Même si la mort nous a séparé malgré nous, saches que je t'aime et t'aimerai pour toujours et prie pour le repos de ton âme, Amen.

A toi, je dédie cette thèse.

« Ho tchendo tcho, wana bivoun pè a kondou ma tenga.

Adage kissien »

« Etre intelligent c'est bon, mais courageux c'est meilleur »

Table des matières

| | |
|---|-----------|
| Remerciements | 1 |
| Table des matières | 5 |
| Liste des figures..... | 9 |
| Liste des tableaux..... | 10 |
| Résumé..... | 11 |
| Abstract | 13 |
| Introduction générale | 15 |
| 1. Macroinvertébrés et hyphomycètes aquatiques : composantes structurelles et fonctionnelles des écosystèmes aquatiques..... | 17 |
| 2. Fonctionnement des cours d'eau d'ordre inférieur : importance de la décomposition des litières | 18 |
| Contribution des hyphomycètes et invertébrés aquatiques dans les cours d'eau tropicaux | 19 |
| Le cas des cours d'eau d'Afrique tropicale..... | 20 |
| 3. Contexte, objectifs et structure de la thèse..... | 21 |
| Chapitre I. Sites et Méthodes | 25 |
| Sites d'étude | 27 |
| 1. Forêt classée de Ziama | 28 |
| 2. Bassin du Milo..... | 32 |
| 3. Stations d'échantillonnage et d'expérimentation | 34 |
| Matériels et méthodes | 38 |
| 1. Mesure des paramètres physico-chimiques | 38 |
| 2. Inventaire des macroinvertébrés benthiques..... | 38 |
| 3. Inventaire des hyphomycètes aquatiques | 38 |
| 4. Décomposition des litières | 39 |
| 5. Analyses statistiques | 45 |
| Chapitre II. Diversité des macroinvertébrés benthiques de Guinée : cas des rivières de Ziama et du bassin du Milo..... | 49 |
| Introduction | 51 |
| 1. Importance alimentaire et médicale des invertébrés aquatiques | 51 |
| 2. Importance des invertébrés dans l'alimentation des poissons | 52 |
| 3. Les invertébrés d'eau douce comme bioindicateurs de pollution | 52 |
| 4. Macroinvertébrés et transformation de la matière organique..... | 53 |

| | |
|---|----|
| 5. Etat des connaissances en Guinée | 53 |
| Sites..... | 54 |
| Méthodes..... | 54 |
| 1. Paramètres physico-chimiques de l'eau | 54 |
| 2. Techniques de prélèvement | 54 |
| 3. Tri et détermination | 55 |
| 4. Analyse de la faune..... | 55 |
| 5. Groupes fonctionnels trophiques..... | 55 |
| 6. Traitement des données..... | 55 |
| Résultats..... | 55 |
| 1. Paramètres physico-chimiques de l'eau | 55 |
| Analyse globale de la faune..... | 56 |
| 3. Abondance | 57 |
| 4. Diversité : Indice de Shannon-Weaver – Equitabilité | 58 |
| 5. Importance des différents ordres par station..... | 59 |
| 6. Groupes fonctionnels trophiques..... | 63 |
| Discussion..... | 68 |
| Chapitre III. Introduction à l'étude des hyphomycètes aquatiques de Guinée.. | 73 |
| Introduction | 75 |
| 1. Biologie | 75 |
| 2. Habitat | 75 |
| 3. Ecologie | 76 |
| 4. Rôle de décomposeurs | 76 |
| 5. Biogéographie..... | 77 |
| Diversité des hyphomycètes aquatiques de quelques cours d'eau guinéens..... | 77 |
| 1. Sites et méthodes | 78 |
| 2. Résultats et Discussion | 78 |
| Chapitre IV. Décomposition des litières en cours d'eau forestiers guinéens..... | 89 |
| Résumé | 91 |
| Introduction | 92 |
| Sites d'étude | 94 |
| Démarches expérimentales..... | 95 |
| 1. Mesure des paramètres physico-chimiques de l'eau | 95 |
| 2. Détermination de la composition chimique des feuilles | 95 |
| 3. Décomposition..... | 96 |

| | |
|--|-----|
| 4. Hyphomycètes aquatiques associés aux litières..... | 96 |
| 5. Macroinvertébrés associés aux litières..... | 97 |
| 6. Analyse des données..... | 98 |
| Résultats..... | 98 |
| 1. Paramètres physico-chimiques de l'eau..... | 98 |
| 2. Caractéristiques initiales des litières..... | 98 |
| 3. Décomposition..... | 99 |
| Discussion..... | 105 |
| 1. Décomposition des litières..... | 105 |
| 2. Qualité de la litière..... | 105 |
| 3. Contribution des hyphomycètes aquatiques..... | 106 |
| 4. Rôle des macroinvertébrés..... | 107 |
| Chapitre V. Décomposition des litières en cours d'eau de savane guinéenne..... | 111 |
| Résumé..... | 112 |
| Introduction..... | 113 |
| Sites d'étude..... | 115 |
| Méthodes..... | 116 |
| 1. Mesure des paramètres physico-chimiques de l'eau..... | 116 |
| 2. Décomposition..... | 116 |
| Résultats..... | 119 |
| 1. Paramètres physico-chimiques de l'eau..... | 119 |
| 2. Composition chimique initiale des feuilles..... | 120 |
| 3. Perte de masse..... | 121 |
| 4. Hyphomycètes aquatiques associées aux feuilles..... | 122 |
| 5. Macroinvertébrés associés aux litières..... | 123 |
| Discussion..... | 125 |
| 1. Rôle des hyphomycètes aquatiques..... | 126 |
| 2. Contribution des macroinvertébrés..... | 129 |
| Chapitre VI. Discussion générale..... | 131 |
| 1. Diversité des macroinvertébrés benthiques..... | 133 |
| 2. Diversité des hyphomycètes aquatiques..... | 135 |
| 3. Décomposition des litières..... | 136 |
| 3.1. Taux de décomposition et qualité des litières..... | 136 |
| 3.2. Importance des hyphomycètes aquatiques..... | 139 |
| 3.3. Rôle des macroinvertébrés benthiques..... | 140 |

| | |
|---|-----|
| 3.4. Evidence de la prédominance des microorganismes dans la décomposition des litières en Guinée | 141 |
| 3.5. Comparaison inter-régionale : Guinée Forestière vs Haute-Guinée | 143 |
| Conclusions et perspectives | 147 |
| Références bibliographiques | 151 |
| Annexes | 171 |
| 1. Tropical Shift in Decomposers' Relative Contribution to Leaf Litter Breakdown in Two Guinean Streams | 174 |
| 2. Leaf litter decomposition in Guinean savannah streams | 185 |
| 3. Biodiversity and biogeography of stream litter fungi and bacteria across the globe..... | 198 |
| 4. Tableaux supplémentaires de données d'inventaire | 217 |

Liste des figures

| | |
|--|-----|
| Figure I. 1. Localisation des régions d'étude | 28 |
| Figure I.2. Localisation de la forêt classée de Ziamia | 29 |
| Figure I.3. Carte climatique de la Guinée Forestière..... | 30 |
| Figure I. 4. Géologie | 31 |
| Figure I. 5. Localisation du Milo dans le bassin du Niger | 32 |
| Figure I.6. Perturbation anthropique du Milo | 34 |
| Figure I. 7. Localisation des stations de Ziamia | 35 |
| Figure I.8. Localisation des stations d'étude dans le bassin du Milo | 36 |
| Figure I.9 Caractéristiques des rivières étudiées (à gauche station (HG), à droite, (GF))..... | 37 |
| Figure I.10. Végétation riveraine d'une station de GF | 37 |
| Figure I.11. Végétation d'une station du bassin du Milo | 37 |
| Figure I. 12. Les sacs à litière : à gauche, FM, à droite les GM..... | 40 |
| Figure I. 13. Espèces de feuilles utilisées durant l'étude | 40 |
| Figure II. 1. Abondance des groupes faunistiques dans les stations étudiées | 58 |
| Figure II. 2. Descripteurs de diversité (en orange : HG ; en vert : GF) | 59 |
| Figure II. 3. Distribution des différents ordres/classes dans les stations (en orange : HG ; en vert : GF) | 63 |
| Figure II. 4. Richesse taxonomique et abondance relative des Groupes fonctionnels..... | 65 |
| Figure II. 5. Distributions générale des groupes fonctionnels dans les deux zones d'étude..... | 66 |
| Figure II.6. Distribution des groupes fonctionnels dans les stations..... | 67 |
| Figure III. 1. Planche A..... | 86 |
| Figure III. 2. Planche B | 87 |
| Figure IV. 1. Cours d'eau Facély mara | 94 |
| Figure IV. 2. Localisation des sites d'étude | 95 |
| Figure IV. 3. Perte de masse (% matière organique restante) de <i>Millettia zechiana</i> et <i>Albizia zygia</i> durant la période de décomposition..... | 100 |
| Figure IV.4. <i>Caridina africana</i> | 103 |
| Figure IV.5. Rapport C/N (A) des litières (<i>Albizia zygia</i> : ▲ /●; <i>Millettia zechiana</i> : △ /○) en décomposition dans les deux stations, taux de sporulation (B) et nombre d'individus de macroinvertébrés (C). | 104 |
| Figure V. 1. Localisation des sites d'étude (entourés de pointillés : GBT = Boutroun et DJD, Djodon) | 115 |
| Figure V. 2. Perte de masse de litières de <i>Pterocarpus santalinoides</i> et <i>Alchornea cordifolia</i> dans les stations durant l'étude..... | 121 |
| Figure V.3. Rapport C/N, concentration d'ergostérol et taux de sporulation sur les litières de <i>Pterocarpus</i> et <i>Alchornea</i> en décomposition durant l'étude | 124 |
| Figure VI. 1. Rapport $k_{\text{microbien}} / k_{\text{total}}$ des quatre litières sur un gradient latitudinal (d'après Boyero et al. 2011)..... | 143 |

Liste des tableaux

| | |
|---|-----|
| Tableau II.1. Paramètres physico-chimiques mesurés dans les stations (ND : non déterminé) | 56 |
| Tableau II.2. Nombre de familles et de genres par groupe zoologique | 56 |
| Tableau II.3. Liste des invertébrés benthiques récoltés et leur assignation aux groupes fonctionnels trophiques sur la base de la littérature disponible | 64 |
| Tableau III.1. Liste des espèces d'hyphomycètes identifiées durant l'étude | 84 |
| Tableau IV.1. Caractéristiques physico-chimiques des stations d'étude | 98 |
| Tableau IV.2. Teneur initiale en C, N, C:N, P, Mg, Ca, lignine et cellulose des feuilles d' <i>Albizia zygia</i> et <i>Millettia zechiana</i> (* : données déterminées après soumission du manuscrit à <i>Biotropica</i>). | 99 |
| Tableau IV.3. Hyphomycètes aquatiques associés aux litières d' <i>Albizia</i> et <i>Millettia</i> durant l'étude .. | 101 |
| Tableau IV.4. Macroinvertébrés associés aux litières durant la période d'étude | 102 |
| Tableau V.1. Caractéristiques des cours d'eau étudiés | 119 |
| Tableau V.2. Perte de masse de litières de <i>Pterocarpus santalinoides</i> et <i>Alchornea cordifolia</i> dans les stations durant l'étude | 121 |
| Tableau V.3. Hyphomycètes aquatiques identifiés sur les feuilles d' <i>Alchornea cordifolia</i> de <i>Pterocarpus santalinoides</i> durant la période d'étude | 122 |
| Tableau VI.1. Qualité initiale des litières | 137 |

Résumé

Macroinvertébrés benthiques et hyphomycètes aquatiques représentent une part importante de la biocénose des cours d'eau de tête de bassin. D'un point de vue écologique, ils participent au recyclage du carbone organique à travers leur implication dans certaines fonctions écosystémiques telles que la décomposition de la litière. Ce processus est vital pour les cours d'eau forestiers ou bordés de ripisylve. Si celui-ci est aujourd'hui bien étudié en milieu tempéré, la contribution des deux types de décomposeurs (champignons et invertébrés) reste mal comprise en milieu tropical du fait de la variabilité éco-géographique prononcée de ce biome. Cette thèse qui concernait deux régions de Guinée jusque-là inexplorées, la Guinée Forestière et la Haute-Guinée, avait un double objectif. D'une part, il s'agissait de documenter la diversité taxonomique et trophique des communautés de macroinvertébrés benthiques et la composition des assemblages d'hyphomycètes aquatiques. D'autre part, la thèse visait à caractériser le processus de décomposition de la litière et les communautés de décomposeurs associés, notamment dans une perspective de quantification de la contribution de chacun des deux groupes. Cette dernière étude répondait ainsi à l'hypothèse d'une plus grande importance des décomposeurs fongiques aux faibles latitudes en comparaison des latitudes élevées où l'activité des décomposeurs invertébrés est prépondérante.

Une étude exploratoire menée sur 12 rivières a révélé une diversité de 45 taxons correspondant à la faune macrobenthique de l'Afrique de l'Ouest, et incluant un taxon nouveau, *Asellus*, s'ajoutant à la liste des crustacés connus de Guinée. Les deux régions d'étude se différençaient dans la composition des groupes trophiques : les déchetiques, essentiellement représentés par les crevettes, étaient dominants dans les cours d'eau de Guinée Forestière, et les racleurs abondaient dans ceux de savane en Haute-Guinée, caractérisés par une faible densité de la végétation riveraine. Par ailleurs, les prélèvements d'eau et d'écume ont décelé la présence de 29 espèces d'hyphomycètes aquatiques. A ces espèces viennent s'ajouter 9 autres identifiées sur les litières lors des expériences de décomposition portant ainsi à 38 le nombre d'espèces identifiées pour la Guinée au cours de cette thèse, dont 12 sont nouvelles pour le continent africain.

Les expériences menées dans les deux régions montrent une décomposition rapide, probablement en partie liée à la forte teneur en nutriments des litières, et une faible diversité des décomposeurs associés. Dans les deux cours d'eau temporaires de savane étudiés, les invertébrés associés aux litières étaient absents. Comme une compensation, l'activité des champignons était accrue, lesquels accumulaient une biomasse mycélienne très élevée. La présence de déchetiques potentiels (*Caridina africana*, crustacés Atyidae) a été notée dans les deux cours d'eau étudiés de Guinée Forestière mais leurs densités étaient faibles. Dans les deux régions, la différence entre les taux de décomposition totale et microbienne était faible, soulignant une importance minime des invertébrés et un rôle majeur des champignons et

confirmant notre hypothèse. Il a également été montré au cours de cette thèse que les assèchements des cours d'eau avaient peu d'influence sur le taux de décomposition de la litière. Par ailleurs, une faible diversité des organismes décomposeurs, invertébrés et hyphomycètes aquatiques, ne semble pas altérer le processus de décomposition. Ainsi les lois générales basées sur les facteurs déterminants de la décomposition des litières tels que la qualité du matériel végétal ou un rôle équilibré entre les deux types de décomposeur, ne sont pas nécessairement transposables aux milieux tropicaux. Enfin, les résultats de cette thèse suggèrent que les conséquences du changement climatique sur le recyclage du carbone organique dans les écosystèmes aquatiques d'Afrique de l'Ouest, région pourtant prédite comme très affectée, pourraient être fortement tempérées par la prédominance d'organismes relativement peu vulnérables.

Abstract

Benthic macroinvertebrates and aquatic hyphomycetes are major components of the biocenosis of headwater ecosystems. Both of them contribute to essential ecosystem functions like leaf litter decomposition as part of the organic carbon cycling. Such a process is vital for woodland streams or riparian tree-lined rivers. While this process is very well documented for temperate regions, the contribution of both types of decomposers, *i.e.* fungi and invertebrates, remains poorly understood in the tropics partly due to the large ecogeographic variability prevailing in this biome. The present thesis dealt with two unexplored regions of Guinea (Forested Guinea and Upper Guinea) and was motivated by a double objective. First, it aimed at documenting the taxonomic and trophic diversity of benthic macroinvertebrate communities together with the composition of aquatic hyphomycete assemblages. The second objective was to characterize leaf litter decomposition and leaf-associated decomposers, particularly in the perspective of quantifying the relative contribution of both decomposer types. The latter study specifically addressed the hypothesis of a greater importance of fungal decomposers at low latitudes compared to higher latitudes where the activity of invertebrate decomposers prevails.

An exploratory survey conducted in 12 streams revealed the occurrence of 45 taxa belonging to the macrobenthic fauna of West Africa and including a new genus, *Asellus*, which completes the list of known crustacean taxa of Guinea. Both regions differed in the importance of the Functional Feeding Groups: shredders, mainly consisting in shrimps, dominated in Forested Guinea whereas scrapers were abundant in the savannah streams of Upper Guinea, which were characterized by scarce riparian vegetation. In stream water and foam, a total of 29 species of aquatic hyphomycetes were identified. Moreover, 9 additional species were found as sporulating on leaves in litter decomposition experiments, which led to a total of 38 species for Guinea with 12 being new for Africa. This thesis thus substantially expanded the list of known species for Africa.

The experiments carried out in both regions showed a fast leaf litter decomposition, likely partly due to the high nutrient contents in litter, and a low diversity of leaf-associated decomposers. In the two studied temporary savannah streams, no leaf-associated invertebrates occurred. The latter was apparently compensated by a strong fungal activity as illustrated by very high mycelial biomass accrual. In the two studied streams of Forested Guinea, the occurrence of *Caridina africana* (Atyidae crustacean) as potential shredder could explain the leaf mass loss due to invertebrates, even though their density remained low. In both regions, the discrepancies between total and microbial decomposition rates were weak, highlighting a minute contribution of invertebrates and a major role of fungi thus supporting our hypothesis. The present results suggest that droughts resulted in low effects on the rate of leaf decomposition. Furthermore, leaf decomposition did not seem to be affected by the

poor diversity of decomposers, i.e. invertebrates and aquatic hyphomycetes. Overall, the principles of leaf decomposition control by factors like the quality of leaf litter and the balanced involvement of both decomposer types do not appear to be fully applicable to tropical environments. Finally, the findings of this thesis suggest that the consequences of climatic change on the cycling of organic carbon in the aquatic ecosystems of West Africa, i.e. a region predicted to be particularly affected, could be mitigated by the dominance of organisms exhibiting a low vulnerability.

Introduction générale

1. Macroinvertébrés et hyphomycètes aquatiques : composantes structurelles et fonctionnelles des écosystèmes aquatiques

Les eaux douces sont d'une importance capitale pour la vie et le fonctionnement des écosystèmes.

Les ruisseaux sont composés d'une mosaïque d'habitats qui se distinguent par leur structure physique, leur composition faunistique et leur fonctionnement. Ceux sont des écosystèmes ouverts présentant un fort lien avec les écosystèmes adjacents. Ils ont une forme linéaire (lit du cours d'eau) et un fonctionnement unidirectionnel principalement de l'amont vers l'aval. Les cours d'eau sont parmi les écosystèmes les plus complexes et dynamiques (Dynesius et Nilsson, 1994) et jouent des rôles essentiels dans la conservation de la biodiversité dans le fonctionnement des organismes et le cycle de la matière organique. Les macroinvertébrés forment l'essentiel du peuplement benthique des ruisseaux. Ils sont en général composés de larves d'insectes, crustacés, mollusques, némathelminthes et annélides et se trouvent principalement à proximité du sédiment. Leur abondance et leur diversité dépendent du contexte environnemental. En effet, les facteurs tels que la vitesse du courant, la température et le substrat peuvent réguler la répartition des macroinvertébrés au sein du ruisseau. De même, le peuplement faunistique d'un écosystème aquatique est constamment soumis à la variabilité spatio-temporelle de l'environnement. Il en résulte que les espèces présentes sont celles arborant les caractéristiques biologiques et les préférences écologiques les plus appropriés aux différents types d'habitats de la mosaïque fluviale (Townsend, 1989 ; Townsend & Hildrew, 1994). Comme ils sont une source de nourriture pour plusieurs espèces de poissons, d'amphibiens et d'oiseaux, les invertébrés constituent un important maillon de la chaîne alimentaire des milieux aquatiques (Lozano et al. 2001).

La composition faunistique des ruisseaux réagit nettement aux perturbations. La perturbation des habitats et l'hétérogénéité qui en résulte sont donc les facteurs principaux de structuration des communautés. Les macroinvertébrés sont sensibles aux perturbations environnementales et les variations interspécifiques de cette sensibilité permettent l'observation d'un gradient de réponses des communautés selon l'intensité et la nature du stress (Lewis et al. 2001). De ce fait, les macroinvertébrés constituent d'excellents indicateurs de la qualité de leur milieu. Outre ce rôle, les invertébrés sont des acteurs clés des processus écosystémiques. Ils sont connus comme étant capables de modifier la structure de leurs habitats par leur mouvement (e.g. la bioturbation, Monoury 2013). Les macroinvertébrés benthiques sont cruciaux pour le fonctionnement des écosystèmes aquatiques du fait de leur rôle dans le recyclage des nutriments et dans la production primaire (Wallace & Webster 1996) comme cela a été montré dans les études sur la décomposition de la litière (Wallace & Webster, 1996; Covich et al. 1999; Wallace et Hutchens, 2000) indiquant la contribution

majeure des décheteteurs à la conversion de cette litière en particules plus fines et en biomasse (Cuffney et al. 1990 ; Gessner et al. 1999 ; Graça, 2001).

Dans les ruisseaux, en plus de ce compartiment macrobenthique, on observe d'autres compartiments constitués d'algues (diatomées) et de microorganismes (bactéries et champignons). De nombreuses études ont souligné l'importance de ce compartiment microbien dans le cycle des nutriments, la décomposition de la matière organique et le transfert de la production primaire aux niveaux trophiques supérieurs (Bärlocher et Murdoch, 1989 ; Pusch et al. 1998). En ce sens, l'action combinée de ces deux compartiments dans le processus de décomposition des litières, est la garantie du bon fonctionnement d'un écosystème aquatique. Les relations entre biodiversité et fonction des écosystèmes ont fait l'objet de nombreuses études ces trois dernières décennies (e.g. Jabiol, 2010). Ces études ont montré l'intérêt d'une intégration des mesures fonctionnelles de la biodiversité par l'examen de processus écosystémiques tels que la décomposition des litières.

2. Fonctionnement des cours d'eau d'ordre inférieur : importance de la décomposition des litières

La décomposition des litières est un processus fondamental dans le fonctionnement de l'écosystème de cours d'eau forestiers du fait que la matière organique allochtone (litière végétal en général) provenant principalement de la végétation riveraine représente la principale source énergétique pour ces rivières. La décomposition de la matière végétale est un processus complexe qui implique des bactéries, des champignons et des invertébrés ainsi que des processus physiques. Les taux de dégradation des feuilles dans les cours d'eau sont influencés par des facteurs externes comme la température (Liskl et al. 2003), l'abrasion physique (Heard et al. 1999), la vitesse du courant, le pH (Griffith & Perry, 1993), la disponibilité en nutriments (Suberkropp & Chauvet, 1995) et la présence de consommateurs (Graça, 2011). Les caractéristiques intrinsèques des litières peuvent aussi être utilisées pour prédire les taux de décomposition. Il s'agit notamment de la teneur en éléments nutritifs des feuilles, la dureté et la présence de composés défensifs (Canhoto & Graça, 1999 ; Goncalves et al. 2007), ces dernières étant largement dépendantes des conditions environnementales locales (Rier et al. 2002).

Une fois dans le cours d'eau, les litières sont décomposées par différents organismes incluant les bactéries, les hyphomycètes aquatiques et les macroinvertébrés décomposeurs et permettent ainsi l'installation d'un réseau trophique diversifié (Cummins, 1974 ; Wallace et al. 1997).

Au cours de cette thèse, je n'ai pas considéré la contribution des bactéries au processus, bien que participant de manière substantielle à la décomposition des litières (Hieber & Gessner, 2002) et pouvant affecter l'activité des hyphomycètes aquatiques par le biais d'interactions

antagonistes (Gulis & Suberkropp, 2003), la biomasse et l'implication des bactéries dans la décomposition des litières restent mineures comparées à celles des champignons (Gulis & Suberkropp, 2003) et seraient associées à des stades avancés de la décomposition (Baldy et al. 2002 ; Baldy et al. 1995).

Plusieurs processus simultanés conduisent à la décomposition de la litière (Gessner et al. 1999). En premier lieu, elles sont soumises au cours des premières 24 heures d'immersion à un lessivage intense qui entraîne une perte de composés hydrosolubles (p. ex. sucres, acides aminés et composés phénoliques) (Chauvet, 1987) suivi par une colonisation par les microorganismes et notamment les hyphomycètes aquatiques (constituent 63 à > 99 % de la biomasse microbienne totale), les bactéries étant moins impliquées dans le processus (Baldy et al. 1995 ; Hieber & Gessner, 2002 ; Gulis & Suberkropp, 2003). La fragmentation des litières constituerait la dernière phase de la décomposition. Opérée à la fois par les facteurs abiotiques et par la digestion par les macroinvertébrés déchiqueteurs (mais aussi par la macération enzymatique par les microorganismes), elle résulterait en la transformation des litières en particules fines (MOPF) et en matière dissoute (DOM) (Cuffney et Wallace, 1990 ; Wallace & Webster, 1996 ; Gessner et al. 1999 ; Graça, 2011) et en CO₂. Cette consommation de feuilles par les déchiqueteurs peut représenter plus de 50 % de la perte de masse foliaire (Hieber & Gessner, 2002). Cette fragmentation peut être amplifiée par des phénomènes physiques (abrasion) notamment en milieu tropical où le lessivage semble être accéléré (Covich, 1988). Toutefois, les taux de décomposition d'une espèce de feuille donnée varient entre les cours d'eau (Suberkropp & Chauvet, 1995). Ces processus ont été intensément étudiés en zone tempérée et le manque d'informations suffisantes sur les rivières tropicales conduit à des conclusions souvent contradictoires.

Contribution des hyphomycètes et invertébrés aquatiques dans les cours d'eau tropicaux

Dans une étude de comparaison globale, Irons et al. (1994) travaillant sur des cours d'eau le long d'un gradient de latitudes : tropical (Costa Rica), tempéré (Michigan) et subarctique (Alaska), suggèrent que, l'activité des macroinvertébrés dans le processus de décomposition des litières serait plus importante avec l'augmentation de la latitude. A l'opposé, l'activité microbienne est plus accélérée à de basses latitudes, favorisée par les températures élevées.

Dans un cours d'eau de basse altitude hawaïen Larned (2000) a étudié la décomposition de deux espèces introduites de litières, *Hibiscus tiliaceus* et *Psidium guajava*, et constate une décomposition rapide de ces espèces et une faible abondance des déchiqueteurs. Il conclue que les microorganismes (champignons et bactéries) étaient les principaux agents impliqués dans le processus dans le cours d'eau étudié.

Mathuriau & Chauvet (2002), investiguant la décomposition de deux espèces de litières, *Croton gossypifolius* et *Clidemia sp*, dans un cours d'eau en Colombie (Andes au sud-ouest) en

utilisant les sacs à litière, montrent que les deux espèces se décomposent rapidement dans ce cours d'eau. *Croton gossypifolius* perdait ainsi 95% de sa masse initiale au bout de 4 semaines comparé à *Clidemia sp.* Toutefois, ils notèrent la faible diversité et abondance des macroinvertébrés déchetiqueurs. Ils attribuaient la rapide décomposition de leurs litières étudiées à la température modérément élevée prévalant dans leurs cours d'eau, favorisant l'activité biologique notamment celle des microorganismes

Goncalves et al. (2007) ont étudié la décomposition de *Protium bresiliense* dans un cours d'eau tropical au Brésil (Cerrado) et trouvent que les taux de décomposition de *P. bresiliense* étaient plus faibles que ceux reportés pour d'autres espèces de feuilles en cours d'eau tempéré (Ostrofsky, 1997) et tropical d'Afrique et d'Amérique (exemple Mathuriau & Chauvet, 2002). Ces taux étaient attribués à deux facteurs indépendants, les facteurs environnementaux et les caractéristiques intrinsèques de *P. bresiliense* notamment les concentrations en éléments nutritifs (N et P) et en composés réfractaires (lignine) et la dureté. Les macroinvertébrés déchetiqueurs étaient rares probablement à cause de la ressource de faible qualité. Les taux de décomposition observés étaient donc dus à l'activité des microorganismes en particulier des hyphomycètes aquatiques et à des phénomènes physiques.

Le cas des cours d'eau d'Afrique tropicale

Les études de décomposition des litières dans les rivières en Afrique au sud du Sahara sont très rares. Les seules données disponibles sont du Kenya, sur la rivière Njoro (0° 22' S, 36°56' E, 2700 m. altitude).

Mathooko et al. (2000) ont étudié la décomposition des feuilles d'une espèce de plante commune, *Syzygium cordatum*, et trouvent des taux de décomposition très faibles. Mais ils ont été apparemment contredits par une seconde étude sur la même rivière, conduit sur les feuilles d'une autre espèce de plante riveraine *Dombeya goetzenii*, lesquelles montraient des taux de décomposition élevés pour les feuilles en permanence submergées dans le lit (Mathooko et al. 2000).

Une étude sur la décomposition des litières dans la rivière Njoro (Kenya) en utilisant les sacs à litière a été conduite par Dobson et al. (2003) sur les feuilles de plantes communes de la végétation riveraine, *Dombeya goetzeni*, *Syzygium Cordatum*, *Pittosporum viridiflorum*, *Rhus natalensis* et *Vanguera madagascariensis*. Ils constatent que les quatre espèces se décomposent rapidement dans le Njoro, démontrant une forte activité microbienne. Les invertébrés déchetiqueurs étaient moins abondants et leur biomasse était faible. Cependant, ils concluent que la faible biomasse des invertébrés dans leur étude ne s'expliquait pas par la mauvaise qualité des litières utilisées.

Mwanake (2010), étudiant la décomposition des feuilles de *Syzygium cordatum*, *Rhus natalensis*, *Dombeya goetzenii* et *Vanguera madagascariensis* dans le Njoro, mentionne des

taux élevés de décomposition de ces espèces selon les limites proposées par Petersen et Cummins (1974). Il admet qu'en dépit de l'apparente absence de déchiqueteurs dans la rivière Njoro (Mathooko et al. 2000 ; Dobson et al. 2002 ; Dobson et al. 2003), la décomposition est assurée par les microorganismes. Toutefois, il insiste sur le fait que la rareté des déchiqueteurs dans le Njoro ne peut être expliquée par la qualité de la ressource (litière).

Il ressort de cette synthèse bibliographique que les informations sur la décomposition des litières et la contribution des décomposeurs en particulier les invertébrés dans les tropiques et notamment en Afrique sont insuffisants et disparates, ne permettant pas une quelconque généralisation. Plus d'études sont encore nécessaires à la compréhension de ce processus écosystémique sous les tropiques.

3. Contexte, objectifs et structure de la thèse

L'objet général de ma thèse est la contribution à la connaissance des organismes aquatiques des rivières de Guinée, qui reste une région très peu explorée d'Afrique de l'ouest. Ce travail vise à 1) évaluer, dans un premier temps, la diversité des communautés de macroinvertébrés benthiques et d'hyphomycètes aquatiques de quelques rivières de Haute-Guinée et de Guinée Forestière ; 2) dans un second temps, aborder le fonctionnement de ces rivières guinéennes à travers le processus de décomposition des litières ; et 3) apprécier la contribution relative de ces organismes dans le processus.

Ce travail apporte également des informations sur l'impact potentiel du changement climatique sur les rivières d'une région du monde très peu étudiée. Les effets du changement climatique sur la biodiversité à l'échelle du globe sont maintenant sans équivoque. Parmi les écosystèmes affectés, les cours d'eau sont particulièrement vulnérables aux fluctuations du climat. Un nombre croissant d'études à long-terme témoigne ainsi du réchauffement significatif (i.e. réchauffements plus précoces, plus longs et maxima plus élevés) et de la saisonnalité exacerbée des régimes hydrauliques (i.e. crues et étiages plus fréquents) de nombreuses rivières dans le monde, tendances qui se sont accentuées au cours des trois dernières décennies. Les modifications de structure et de composition des communautés aquatiques constituent alors un signal intégrateur des réponses écologiques à ces changements climatiques.

L'étude de la diversité des communautés de macroinvertébrés benthiques et d'hyphomycètes aquatiques ainsi que de leur implication dans le fonctionnement des cours d'eau guinéens a été conduite dans deux régions très contrastées, la Guinée Forestière (au sud) et la Haute-Guinée (Nord-est). Ces deux régions sont très représentatives des écorégions dominantes en Afrique de l'ouest. En effet, la région forestière guinéenne est le domaine de la forêt dense humide avec un climat sub-équatorial guinéen alors que le nord-est du pays (Haute Guinée) est une région de transition entre les régions équatoriale et soudanienne. Ainsi, en dépit de leur situation dans les tropiques, donc bénéficiant de ce climat global tropical (alternance de

deux saisons), on doit s'attendre à ce que les effets des changements climatiques se traduisent différemment dans ces régions. De même, les réponses des écosystèmes (structures des communautés et fonctions) seraient fortement variables. C'est dans ce contexte que s'inscrit cette thèse. Il s'agit d'un travail pionnier, tant les inventaires de la faune et de la microflore aquatique sont absents dans cette région du globe. A fortiori, l'implication de ces organismes dans le fonctionnement de l'écosystème aquatique est inconnue. C'est un important enjeu dans la mesure où l'impact des changements globaux sur la perte de biodiversité et les modifications de l'environnement devrait différer fortement de ceux constatés ou prédits dans les régions tempérées et d'autres régions tropicales.

Il a par exemple été suggéré dans le cas d'une fonction clé des écosystèmes d'eau courante, la décomposition de la litière, qu'une variation de la qualité de celle-ci le long d'un gradient latitudinal pouvait influencer le processus ainsi que les organismes décomposeurs impliqués, microorganismes et invertébrés (Jabiou et al. 2013).

L'objet général de ma thèse est la contribution à la connaissance de ces organismes en Guinée. Ce travail vise à 1) évaluer la diversité des communautés de macroinvertébrés benthiques et d'hyphomycètes aquatiques de quelques rivières de Haute et de Guinée Forestière ; 2) aborder le fonctionnement de ces rivières guinéennes à travers le processus de décomposition des litières ; 3) apprécier la contribution relative de ces organismes dans le processus.

Le but de cette thèse était d'apporter des éléments de réponse à deux questions générales :

- Quelle est la composition de la macrofaune benthique et des communautés fongiques de nos rivières guinéennes ? Sont-elles différentes entre les deux régions d'étude ?
- Le processus de décomposition de la litière est-il rapide ? Quels sont les principaux agents impliqués et les facteurs de contrôle ?

Les différents objectifs évoqués ainsi que les questions qui en découlent permettront de tester les hypothèses suivantes :

- 1) Nos rivières guinéennes hébergeraient une macrofaune et des communautés fongiques diversifiées. Du fait du contraste éco-géographique des deux régions étudiées, il existerait une différence dans la composition des groupes trophiques d'invertébrés.
- 2) La décomposition serait rapide dans nos cours d'eau guinéens, compte tenu des espèces végétales, et essentiellement réalisée par les communautés fongiques.
- 3) La faible contribution des invertébrés au processus ne s'expliquerait par la qualité des litières mais probablement par d'autres facteurs tels que les caractéristiques des milieux récepteurs (température élevée, intermittence du débit, etc.).

Ces hypothèses sont abordées dans les différents chapitres de la thèse. Le chapitre I présente le milieu d'étude, les sites et les méthodes utilisées au cours de cette thèse. Les chapitre II et

III exposent les résultats d'une étude exploratoire sur la diversité taxonomique et trophique des communautés de macroinvertébrés benthiques et sur la composition des assemblages d'hyphomycètes aquatiques de quelques cours d'eau de Guinée forestière et Haute-Guinée. Les chapitres IV et V, qui représentent la majeure partie de ce travail de thèse, présentent les résultats de deux expériences de décomposition des litières conduites in situ dans les cours d'eau de la Guinée forestière et de Haute Guinée. Ces deux derniers chapitres ont fait l'objet d'articles, l'un publié dans *Biotropica* (« Tropical Shift in Decomposers' Relative Contribution to Leaf Litter Breakdown in Two Guinean Streams », chapitre IV), le deuxième en préparation pour *Inland Waters* (« Leaf litter decomposition in Guinean savannah streams », chapitre V), et sont en annexe 1 et 2. L'annexe 3 correspond à un troisième article soumis à ISME Journal dans le cadre du projet de collaboration internationale GLOFUN, porté par Seena Sahadevan (Univ. Coimbra, Portugal ; « Biodiversity and biogeography of stream litter fungi and bacteria across the globe ») ce pourquoi il ne figure pas dans ma thèse en tant que chapitre à part entière. L'objectif de ce projet était d'explorer la diversité et la composition des microorganismes (bactéries et champignons) associés à la litière en décomposition dans une étude à échelle globale le long d'un gradient latitudinal qui englobait 19 cours d'eau dans 18 pays sur cinq continents. Enfin, l'annexe 4 regroupe les données d'inventaire de macroinvertébrés et hyphomycètes aquatiques des différentes stations d'étude.

Chapitre I. Sites et Méthodes

Sites d'étude

Ce travail de thèse était l'étude de la diversité des macroinvertébrés benthiques et hyphomycètes aquatiques et leur implication dans le fonctionnement écosystémique des cours d'eau de Guinée ».

La République de Guinée est située au sud-ouest de l'Afrique Occidentale couvre une superficie de 245.857 km². C'est un pays côtier avec 300 km de littoral atlantique, à mi-chemin de l'équateur et du tropique du cancer entre 7°05 et 12°51 de latitude Nord et 7°30 et 15°10 de longitude Ouest. Elle est limitée à l'Ouest par l'Océan Atlantique, au Sud par la Sierra Leone et le Liberia ; à l'Est par la Côte d'Ivoire et le Mali ; et au Nord par la Guinée Bissau, le Sénégal et le Mali.

Elle est caractérisée par un climat à deux saisons dont la durée varie selon les régions de 3 mois (au Nord), à 9 mois (au sud), une pluviométrie variant entre 4 000 mm (Région côtière) et 1 300 mm (Haute Guinée), une hétérogénéité des sols et un réseau hydrographique abondant. Les nombreux fleuves et cours d'eau qui y naissent arrosent tous les pays voisins et font de la Guinée le château d'eau de la sous-région.

La diversité des conditions écologiques permet de diviser le territoire guinéen en quatre Régions naturelles bien distinctes. Cette division est toutefois grossière, car à l'intérieur d'une même Région, l'altitude, la topographie, l'hydrologie, la végétation, la température et les sols varient largement.

Sur le plan de la végétation, le pays a six grands domaines géographiques (la mangrove, la forêt sèche, la forêt dense humide, les montagnes, la savane et les zones agricoles).

La grande diversité des paysages résultant de la grande variété des reliefs contribue à la création de nombreux climats locaux avec leurs écosystèmes propres.

La Guinée est subdivisée sur le plan écologique en quatre Régions naturelles : **la Basse Guinée, la Moyenne Guinée, la Haute-Guinée et la Guinée Forestière**

La présente étude a été conduite dans deux régions contrastées de Guinée, la Haute-Guinée et la Guinée Forestière.

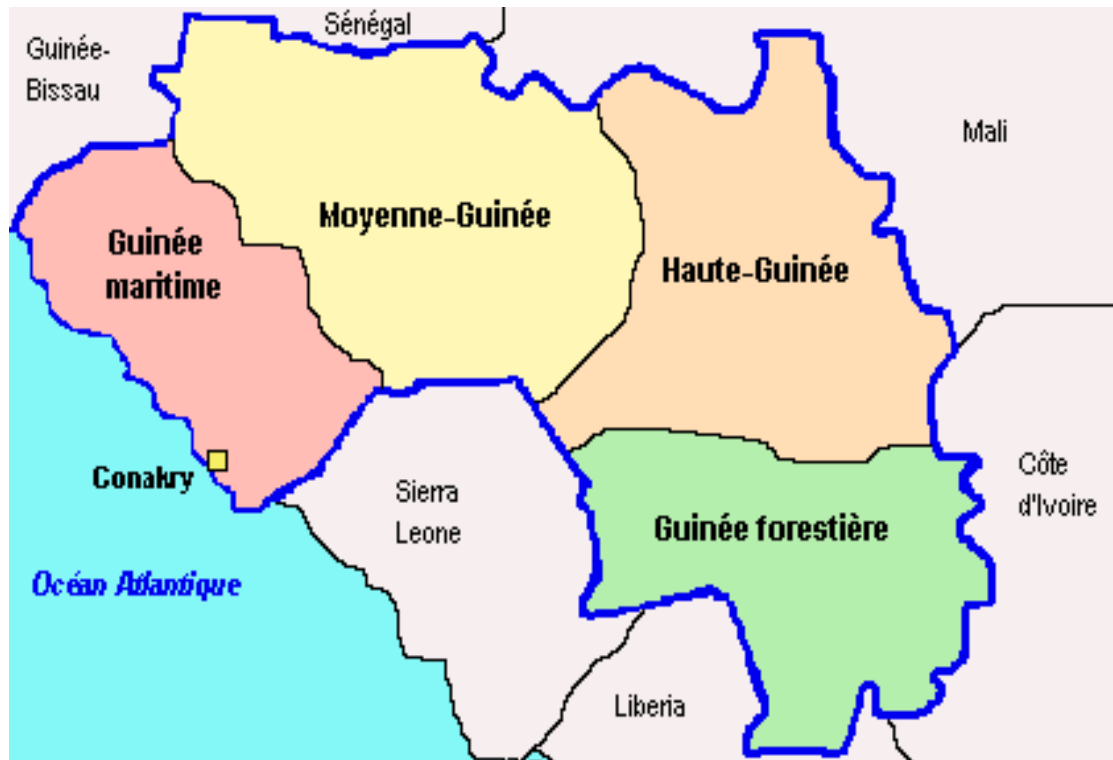


Figure I. 1. Localisation des régions d'étude

Les cours d'eau qui rentrent dans le cadre de cette étude sont situés au pied du massif montagneux de Zياما (dans la forêt classée de Zياما) en Guinée Forestière et dans le bassin de la rivière Milo en Haute Guinée.

1. Forêt classée de Zياما

Le Zياما fait partie des massifs montagneux les plus connus de l'Ouest africain qui s'étendent de façon subcontinue depuis le Nord – Ouest de la Guinée jusqu'à la Côte d'Ivoire. Le nom Zياما est associé au massif et à sa forêt. Située dans la région de la Guinée Forestière, entre 8°03' à 8°32' de latitude Nord et entre 9°08' à 9°32' de longitude Ouest, près des forêts denses humides du Liberia et de la Côte d'Ivoire, la forêt de Zياما a été classée en 1942 et déclarée en 1981 comme réserve de la Biosphère par l'UNESCO.

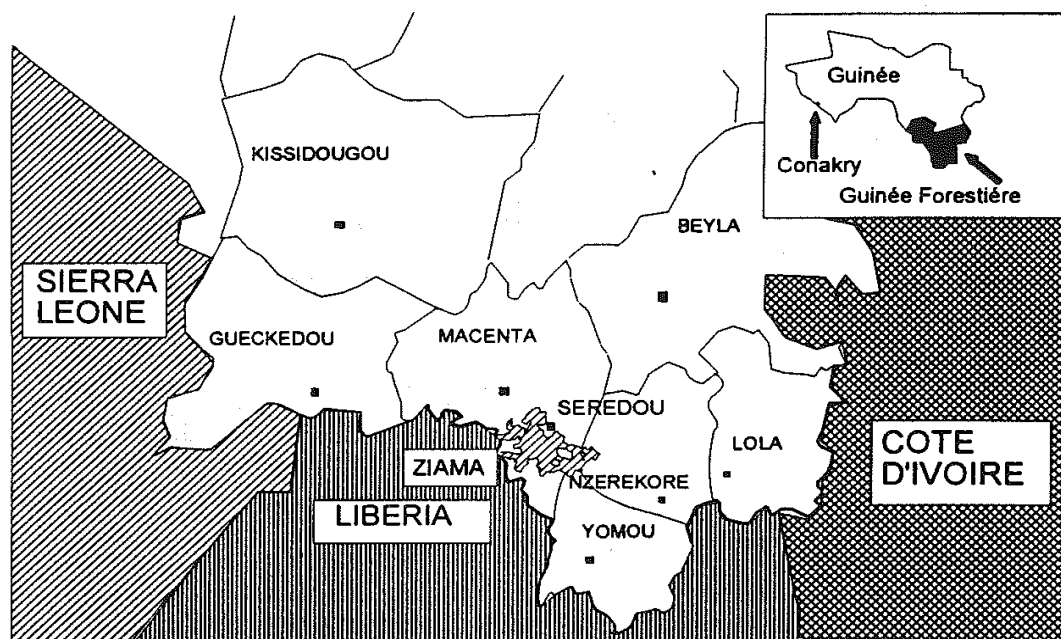


Figure 1 La Guinée forestière
Source : PROGERFOR, 1995.

Figure I.2. Localisation de la forêt classée de Ziama

De nombreux ruisseaux y prennent source. La forêt est essentiellement arrosée par la Vère (affluent du Dian) et ses affluents ainsi que la partie supérieure de la Lofa.

Le relief très accidenté, est formé d'un ensemble de collines à fortes pentes séparées par des dépressions d'importance variable, où on rencontre des bas-fonds et des plaines alluviales le long des cours d'eau. L'altitude de cet ensemble varie de 850 à 1300 m. Dans les piémonts, elle est de 600 m en moyenne.

Le climat est du type équatorial guinéen, avec deux saisons distinctes. Une saison des pluies qui s'étend d'avril à décembre (9 mois) et une saison sèche de janvier à mars (3 mois). Les précipitations y sont abondantes, en moyenne 2400 mm par an, avec 270 à 280 de jours de pluies par an (Boulvert, 1992). C'est la zone la plus pluvieuse de la région. La température moyenne de l'air est de 24°C. La zone est aussi caractérisée par la présence du brouillard presque toute l'année (320 sur 365 jours) et d'une humidité relative de 81% à 96%.

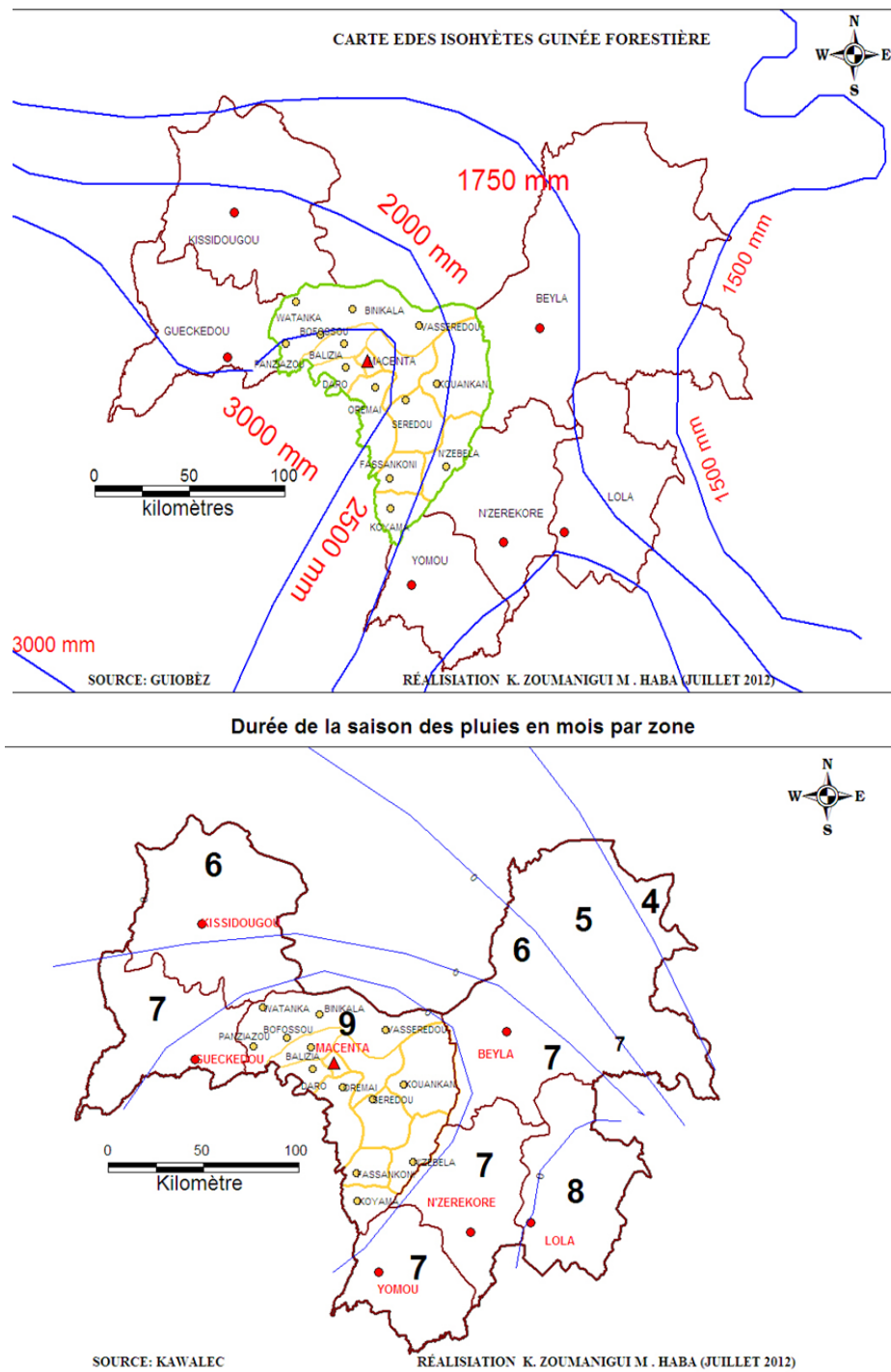


Figure I.3. Carte climatique de la Guinée Forestière

La forêt classée de Ziama est située essentiellement sur un socle granitique précambrien. En effet, le socle géologique de la région est constitué essentiellement de roches magmatiques de la famille des granites avec des intrusions de dolérites, de péridotites, de kimberlites et de roches métamorphiques (gneiss, quartzites et schistes micacé). Les blocs de pierres de granite qui affleurent à la surface du sol et les produits de l'altération de ces roches rencontrés dans les cours d'eau sont un témoignage éloquent de la nature des espèces pétrographiques du

milieu. Les roches le long du lit et dans le lit du cours d'eau Facely Mara illustrent mieux les roches granitiques dominantes de la zone d'étude



Figure I. 4. Géologie

Dans le Ziama, on distingue suivant la classification des sols de SENASOL (1997) deux classes de sol :

- La classe des associations de sols ferralitiques et alluviaux ;
- La classe des associations de sols ferralitiques divers alluviaux et squelettiques.

En effet, les récentes études pédologiques menées par l'IRAG dans le bassin versant de la Vère dans le cadre de l'étude sur la résilience climatique ont montré que les sols de la zone d'étude sont des sols ferralitiques bruns forestiers dont la coloration et la richesse en éléments nutritifs sont dues essentiellement à l'importance du couvert végétal et à une intense activité des microorganismes. Ces sols ferralitiques bruns forestiers, suivant leur position topographique le long d'une toposéquence donnée, le degré du couvert végétal, la profondeur à laquelle se trouvent les roches mères, présentent plusieurs types de profils pédologiques en fonction du nombre d'horizon : des sols hydromorphes dans les bas-fonds, qui peuvent être selon le cas sablonneux, tourbeux ou argileux et des sols peu évolués hydromorphes dans les plaines alluviales inondables mais parcourues par des cours d'eau incisés (Zoumanigui et Konomou, 2000). La forêt est de type dense sempervirent ou semi-caducifolié. Il existe deux étages de végétation en Guinée forestière : étage inférieur et étage montagnard. Le premier englobe à Ziama les groupements végétaux des plaines, situés au pied des montagnes ainsi que sur les versants jusqu'à une altitude de 950-1000 m. La végétation des basses altitudes passe graduellement à celle de l'étage supérieur (Progesfor, 1995). Les différentes formations végétales de la zone d'étude sont formées essentiellement de forêt dense humide, de recrus arbustifs post-forestiers, des agro-forêts, des forêts secondaires et des jachères dont la state

supérieure est dominée par les palmiers à huile. La forêt dense humide favorise la formation et la conservation de sols relativement épais, mais très sensibles à l'érosion à cause du relief.

2. Bassin du Milo

Le Milo est une rivière guinéenne, affluent rive droite du fleuve Niger. D'une longueur de 330 km, son bassin versant couvre une superficie d'environ 13 500 km². Le Milo prend sa source dans la dorsale guinéenne, au sud de la Guinée dans la Préfecture de Kérouané, coule ensuite vers le nord, à travers la région de Kankan, dont elle traverse la ville chef-lieu avant de rejoindre le fleuve Niger à proximité du village de Niandankoro, une dizaine de kilomètres en amont de Siguiri. C'est une rivière à régime pluvial, dont le débit varie substantiellement en fonction des saisons.

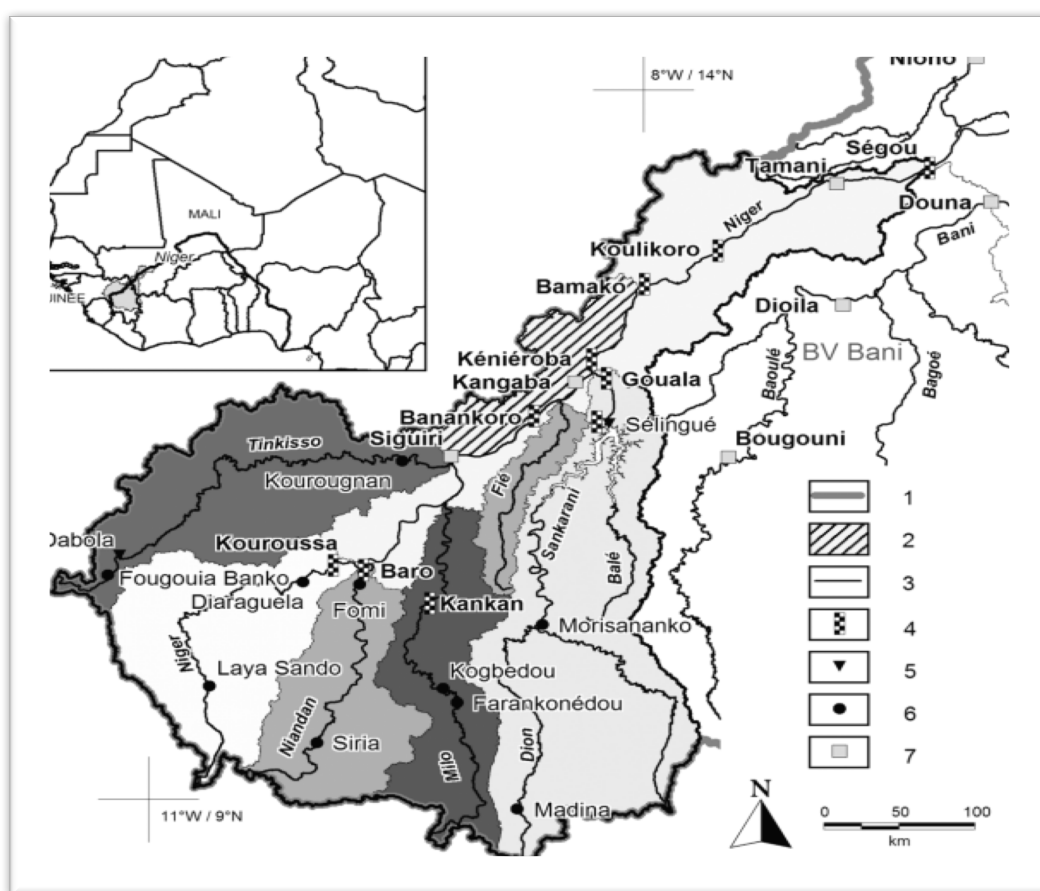


Figure I. 5. Localisation du Milo dans le bassin du Niger

Le relief est caractéristique de la région et généralement monotone constitué essentiellement de vastes étendus de plaines et de plateaux, ayant une altitude moyenne de 400 m. Les plaines sédimentaires bordent les cours d'eau et occupent de vastes superficies.

Le paysage pédologique est en général caractéristique de la Haute-Guinée, et est constitué par des associations de sols, notamment squelettiques et ferrallitiques, squelettiques et hydromorphes, ferrallitiques et hydromorphes, ferrallitiques divers hydromorphes et alluviaux.

Les sols hydromorphes, alluvio-fluviaux dans les bas-fonds, les marécages et les plaines reçoivent les matériaux d'alluvions.

Le climat est de type soudanien, à deux saisons distinctes comme la zone forestière à la différence que la saison sèche est plus longue (environ 7 mois) qui s'étend novembre à juin. Ce climat est influencé par l'harmatan, un vent chaud et sec qui souffle du nord-est vers l'intérieur du pays. Les précipitations sont faibles avec en moyenne 1500 mm de pluies par an. Les températures sont plus élevées, 32°C en moyenne. C'est la région la plus aride du pays. La végétation est du type savane arbustive et herbeuse. De très minces galeries forestières jalonnent les cours d'eau.

Perturbations anthropiques.

Pour satisfaire ses besoins vitaux, l'homme agit directement ou indirectement sur les écosystèmes par l'exploitation des ressources.

Les écosystèmes aquatiques sont parmi les plus menacés par les changements climatiques et les activités anthropiques (utilisation des terres, pollution, surexploitation). Les influences humaines sur les biocénoses aquatiques sont très diverses. En effet, les modifications de la morphologie des cours d'eau, leurs usages et leurs propriétés physico-chimiques auront des conséquences sur la qualité et la quantité de l'eau. La dégradation des habitats et leur fragmentation peuvent causer des graves problèmes sur les populations aquatiques.

Les stations de la Guinée Forestière, compte tenu de leur situation en zone de forêt classée (Ziama) et en raison de leur parcours sur terrains très accidentés devraient être moins impactées par les activités humaines. Cependant, des activités comme l'agriculture s'exercent au niveau des bas-fonds (cas des stations VRE et BT). Les cours d'eau sont en général de petite taille, ce qui les rend moins importants pour des activités de pêche. Des cas de coupe clandestine de bois ne sont pas à exclure totalement.

Les cours d'eau de plaine sont plus larges et profonds, favorisés par le relief qui est globalement plat. Ils constituent des points d'approvisionnement en eau pour bon nombre de populations riveraines. De ce fait, ces écosystèmes sont soumis aux pressions anthropiques diverses que sont la destruction des berges par la coupe des bois (bois de chauffe et charbon de bois) comme source d'énergie favorisant l'érosion des terres adjacentes, la dégradation et modification des habitats par l'extraction du sable, le retrait d'eau pour des fins de maraichage, le piétinement par les animaux domestiques, pouvant causer des graves problèmes sur les populations aquatiques, la culture itinérante sur brûlis, le défrichement.



Figure I.6. Perturbation anthropique du Milo

3. Stations d'échantillonnage et d'expérimentation

Les travaux de thèse sur la diversité des macroinvertébrés benthiques et les hyphomycètes aquatiques ainsi que l'implication de ces organismes dans le fonctionnement des cours d'eau (à travers le processus de décomposition des litières) ont porté sur un ensemble de cours d'eau de Guinée Forestière et de Haute-Guinée.

Le réseau hydrographique de la Guinée Forestière est très dense. Les principaux cours d'eau prennent leur source au niveau de la dorsale guinéenne. A partir de cette dorsale, il y a principalement deux sens d'écoulement des cours d'eau, l'un vers le sud et l'autre vers le Nord pour alimenter les bassins versants des cours d'eau de la Haute Guinée. Les principaux sont le Diani, la Makona, le Bafing, la Lofa, le Niandan, la Cavally, la Boya et la Oulé.

La Haute-Guinée est la zone ayant le réseau hydrographique le plus dense du pays. Le Niger et ses principaux affluents, le Niandan, le Milo et le Tinkisso, y forment un vaste éventail de cours d'eau et constituent le bassin du Haut-Niger.

Notre intérêt a porté sur la Vère et ses affluents ainsi que la partie supérieure de la Lofa (Guinée Forestière) et les principaux affluents du Milo (Haute-Guinée). Au total, 14 cours d'eau ont été retenus (6 en Guinée Forestière et 8 en Haute-Guinée) avec une station par cours d'eau choisie. Le choix des stations est fait en fonction des critères comme le couvert végétal, la nature du substrat, les actions anthropiques, le tout conditionné par l'accessibilité. Ainsi en GF, nous avons les stations NL, sur le cours d'eau Noulava, FAM sur Facely mara, WH sur Woho, BT sur Botadjié, KOM, sur Koilomonda et VRE, sur la Vère. En HG : DJS sur le Djessé, DN sur Diaman, KON, sur Kounankoro, WN, sur le Wan, SBR, sur le Sibiri, LMB sur le Limbo, GBT sur Boutroun et DJD, sur Djodon.

Les cours d'eau du Ziama sont caractérisés en général par un régime plus régulier que ceux de la HG en raison de la pluviosité et la courte durée de la saison sèche, par la fréquence des rapides et des chutes alternant avec des biefs à pente très faible ainsi que par une granulométrie particulière des alluvions essentiellement constituée de sable, gravier et rarement d'argile et enfin la présence d'un couvert végétal dense. Ceux du bassin du Milo, comme la majorité des cours d'eau de la région, ont un régime saisonnier pluvial. Ils sont souvent victimes d'assèchement, conséquence d'une faible pluviosité et d'une durée de pluie plus courte et des températures plus élevées. Les assèchements peuvent selon la largeur du lit et la topographie du terrain traversé, durer plusieurs mois et affecter près de 40% du linéaire. La granulométrie est plus fine, constituée de sable, de limon et d'argile par endroit, et de la boue et quelque fois du gravier. Les stations étudiées sont situées entre 373 et 407m d'altitude (bassin du Milo) et entre 522 et 640 m d'altitude dans le Ziama.

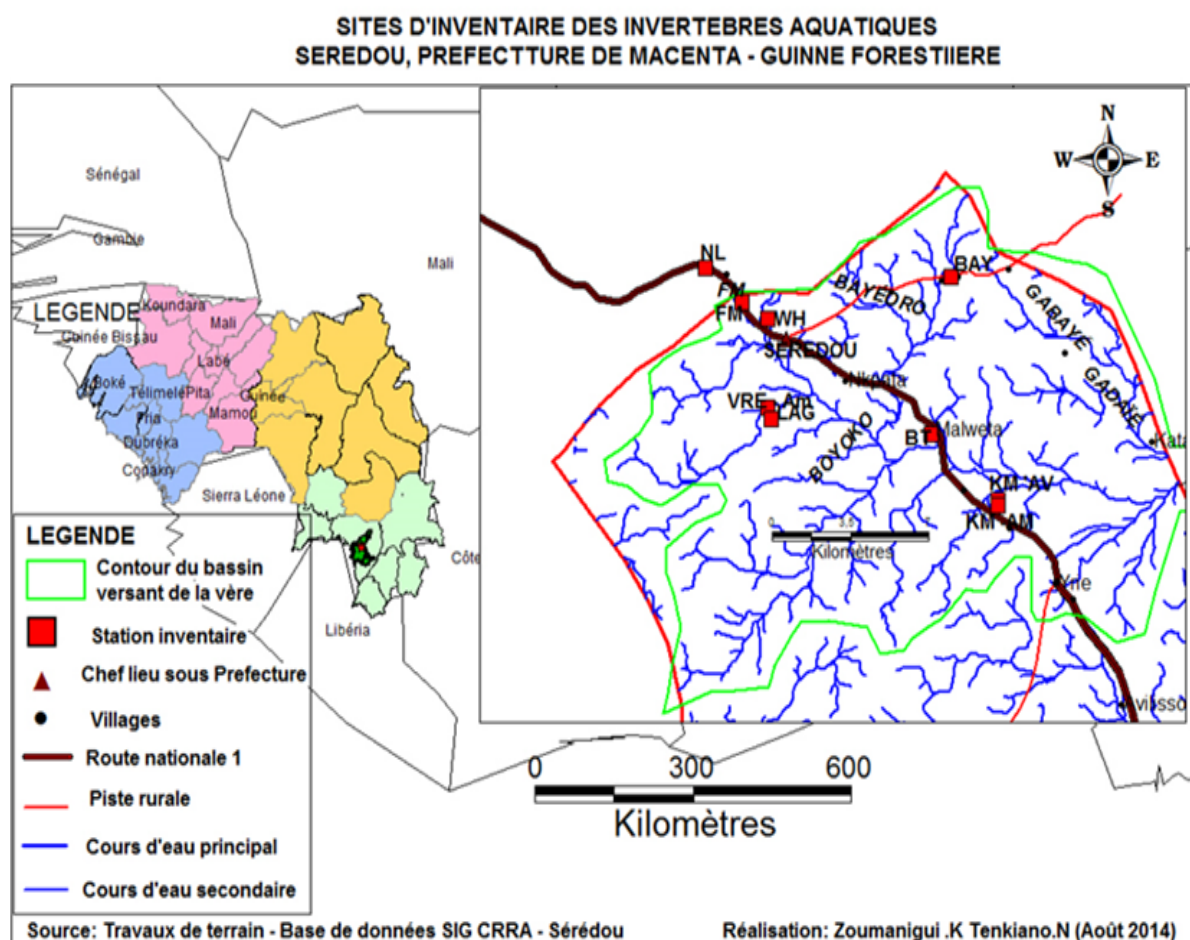


Figure I. 7. Localisation des stations de Ziama

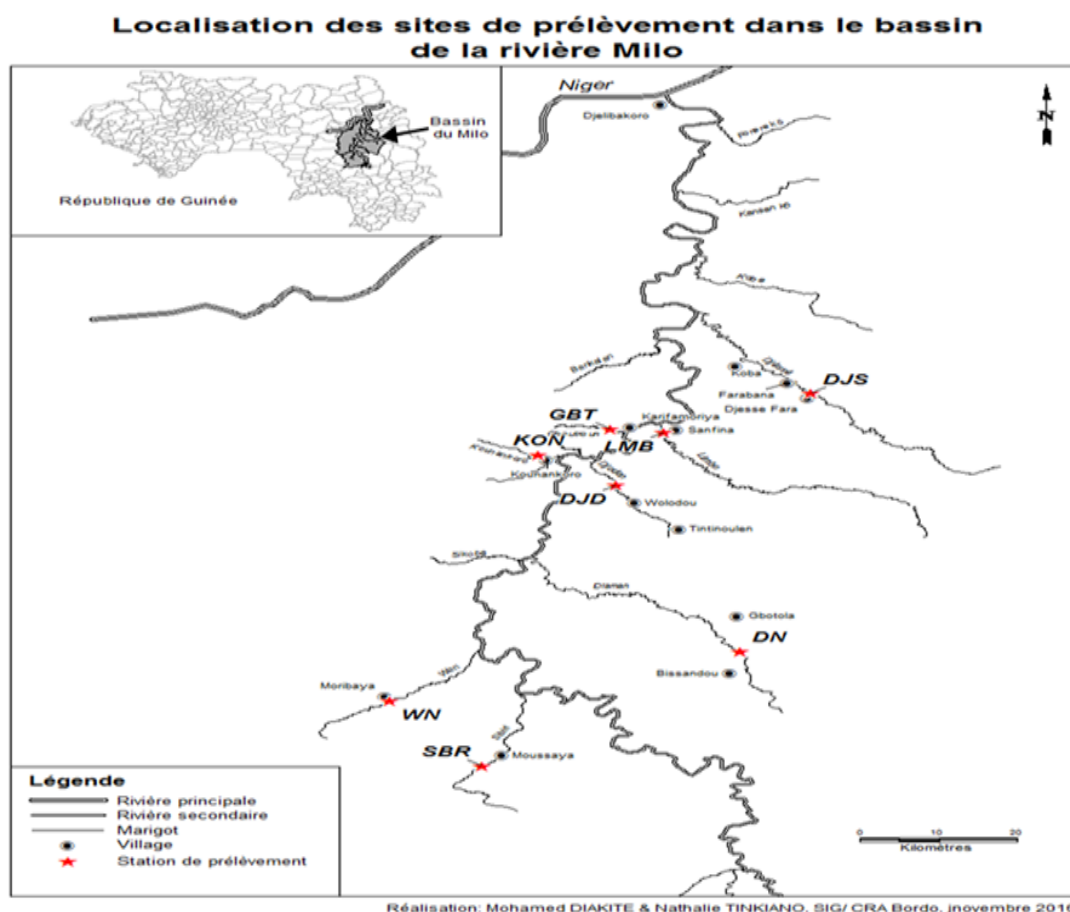


Figure I.8. Localisation des stations d'étude dans le bassin du Milo

Le couvert végétal est un facteur écologique très important qui influe sur les écoulements superficiels. La résistance à l'écoulement est d'autant plus grande que le couvert végétal est plus dense. La grande diversité des paysages résultant de la grande variété des reliefs contribue à la création des climats locaux, avec leurs écosystèmes propres. De par leur situation en forêt dense humide, nos stations du Ziamia ont globalement une végétation riveraine très dense et diversifiée, essentiellement formée par des ligneux. L'exception est la station BT, située au cœur d'un bas-fond cultivable dont la couverture végétale est dominée par les herbacées. Quant à la végétation aquatique (de pleine eau), elle est presque absente.

La Haute-Guinée est le domaine de la savane arborée et herbeuse. Le relief, le climat et les pressions anthropiques (par exemple, la coupe abusive de bois et les feux de brousse) ont imprimé à la végétation un caractère très morcelé. Ainsi, au niveau des cours d'eau, le couvert végétal est constitué d'arbres caducifoliés (comme une résistance à la sécheresse) parsemés d'arbustes et surtout d'herbes. On note la bonne présence d'une végétation de pleine eau, constituée de macrophytes (Nymphéacées) et d'algues.



Figure I.9 Caractéristiques des rivières étudiées (à gauche station (HG), à droite, (GF))



Figure I.10. Végétation riveraine d'une station de GF



Figure I.11. Végétation d'une station du bassin du Milo

Matériels et méthodes

1. Mesure des paramètres physico-chimiques

Au cours de notre étude, les paramètres comme le pH, la conductivité et l'oxygène dissous ont été mesurés sur le terrain à l'aide de sondes multi WTW au début et à la fin de l'expérience. La température a été relevée pendant toute la période d'étude à l'aide d'un dispositif (Logger de T° HOBO) placé dans le courant d'eau. Ce dispositif est efficace et a la possibilité de repérer la température toutes les 30 minutes. Le dosage de nutriments : nitrates et phosphates fut réalisé par la méthode de spectrophotométrie laser au laboratoire (AL800, Aqualytic, Dortmund, Allemagne).

2. Inventaire des macroinvertébrés benthiques.

Nous avons utilisé les méthodes proposées par De Pauw, N. et Vanhooren (1983) et celle de Verneaux et Tuffery (1967). Les prélèvements ont été réalisés dans des endroits susceptibles d'abriter des invertébrés que nous appelons micro-habitats (feuilles mortes, macrophytes, vase, cailloux) à l'aide d'un filet de type Surber de 500µm de maille (pour les habitats lotiques) et d'un filet troubleau (habitats lenticques). Pour chaque prélèvement, la base du filet est posée de façon à encadrer l'habitat à échantillonner, l'ouverture du filet étant face au courant. Un tri préliminaire est effectué sur le terrain. Les individus triés sont mis dans des petits flacons contenant de l'éthanol à 70% (Vondel, v. B. & Dettner, 1997), le reste est conditionné dans les bocaux puis transporté au laboratoire. Au laboratoire, les invertébrés sont systématiquement triés à l'aide de pinceaux souples sous une loupe binoculaire, identifiés et assignés à des groupes fonctionnels trophiques (Cummins & Klug, 1979) sur la base de la littérature. L'identification a été faite au genre pour la plupart par utilisation des ouvrages proposés par Durand et Lévêque (1980, 1981) et Tachet et al. (2006). Pour chaque station étudiée, une liste faunistique a été dressée.

3. Inventaire des hyphomycètes aquatiques

Dans les études de diversité-distribution des hyphomycètes aquatiques, deux approches sont actuellement utilisées : l'une, traditionnelle et l'autre, moléculaire.

Au cours de cette thèse, l'approche traditionnelle a été utilisée pour l'identification des différentes espèces d'hyphomycètes aquatiques dans les cours d'eau étudiés. Classiquement, les études de diversité des hyphomycètes aquatiques sont basées sur (1) les prélèvements d'écume qui s'accumulent à la surface de l'eau dans les cours d'eau (2) la collecte de substrats naturels (feuilles mortes) présents dans le cours d'eau ou par exposition des feuilles de litières dans les sacs, lesquels sont périodiquement retirés et incubés pour la formation et libération des conidies (sporulation), et aussi (3) par filtration sur des membranes

filtres, d'un volume constant de l'eau de rivière ; les conidies sont ainsi retenues sur les filtres, identifiées et comptées sous microscope (Iqbal and Webster 1973).

Les hyphomycètes aquatiques se développant sur les feuilles mortes dans les cours d'eau produisent un grand nombre de conidies (Bärlocher, 1982) lesquelles sont libérées dans la colonne d'eau. Elles sont souvent maintenues à la surface des bulles d'air par des phénomènes de tension superficielle et s'accumulent dans les écumes à la surface de l'eau (Iqbal & Webster, 1973; Ingold, 1975). Les écumes constituent un piège pour les hyphomycètes aquatiques qui y restent viables pendant un certain nombre de jours.

Au cours de cette thèse, nous avons procédé au prélèvement d'écumes dans certains cours d'eau. Sur le terrain, les écumes sont recueillies dans des petits flacons avec ajout d'une solution de F.A.A (Formol à 37 %, Acide acétique concentré, Alcool éthylique à 70%) (Gessner et al. 2003). Au laboratoire, les échantillons d'écume sont traités et une goutte d'écume condensée et fixée est placée entre lame et lamelle ; les spores contenues sont identifiées et comptées sous microscope. De plus, un volume de 300 ml d'eau a été prélevé dans la colonne d'eau par site, et filtré sur des membranes filtres en nitrate de cellulose (25 mm de diamètre et 5,0 μ m de porosité). Sur le terrain, les filtres sont placés dans des boîtes de Pétri et fixés au bleu Trypan (0,1% dans l'acide lactique à 60%) et transportés au laboratoire pour identification. Ces filtres sont ainsi placés entre lame et lamelle, au laboratoire, avec ajout d'une solution d'acide lactique, et observés au microscope. Les spores sont identifiées et comptées (X200). L'identification des espèces d'hyphomycètes aquatiques basée sur la morphologie de leurs spores (Ingold, 1975 ; Webster, 1992 ; Marvanová, 1997) a été faite au niveau spécifique pour la plupart à l'aide des clés (Chauvet, 1990 ; Gulis et al. 2005). Une liste des différentes espèces d'hyphomycètes aquatiques identifiées est présentée accompagnée d'illustrations des conidies.

4. Décomposition des litières

La litière est une composante dominante de la matière organique particulaire grossière dans les cours d'eau. La décomposition de la litière a reçu une attention considérable (Allan , 1995; Gessner et al. 1999b ; Webster & Benfield, 1986) et est proposée pour évaluer l'intégrité fonctionnelle des rivières (Gessner & Chauvet, 2002). La détermination du taux de décomposition s'appuie sur la méthode éprouvée des sacs de litière. Un sac de litière consiste en une poche formée de grillage plastique contenant une masse connue de litières terrestres. Ce dispositif représente également un moyen efficace pour l'échantillonnage des assemblages de champignons et d'invertébrés colonisant les débris organiques grossiers submergés, en vue de les utiliser pour l'évaluation de l'état écologique des ruisseaux (Lecerf & Chauvet 2008). Le processus de décomposition étant le résultat de phénomènes physiques et de l'activité de consommateurs représentatifs d'un large spectre de taille (de la bactérie jusqu'aux macroinvertébrés (Gessner et al. 1999), nous avons utilisé les sacs de mailles différentes les

sacs à fine maille (FM) dont l'accès est limité aux organismes microbiens et les sacs à maille grossière (GM) accessibles à la plupart des organismes dont les invertébrés.



Figure I. 12. Les sacs à litière : à gauche, FM, à droite les GM

4.1. Collecte de la litière

Les feuilles fraîchement détachées des branches ont été collectées sur le sol et aussi dans un filet tendu sous la canopée. Une masse importante de litière des essences a été collectée et mise dans des gros sacs en plastique. Au laboratoire, les feuilles sont triées et séchées à l'air dans une salle bien aérée pendant deux à trois semaines jusqu'à ce qu'elles ne contiennent plus d'eau.



Figure I. 13. Espèces de feuilles utilisées durant l'étude

4.2. Préparation des litières

Une masse prédéterminée de ces feuilles a été conditionnée dans des sacs à litières (Bärlocher, 2005b). A l'aide d'une balance (0,01g de précision), des lots de 5 g ont été constitués et placés dans les barquettes en plastique. Au total, 48 lots de 5 g par espèce de litières furent conditionnés. Environ une heure avant l'introduction des lots de litière dans les sacs, on a aspergé avec l'eau de robinet les litières contenues dans les barquettes pour les assouplir afin d'éviter leur fragmentation.

4.3. Installation des sacs

Les sacs de litières conditionnées (sauf les sacs supplémentaires utilisés pour calculer la masse de litière initiale) ont été placés dans le lit des cours d'eau sur des faciès à courant modéré près des berges dans trois zones d'implantation ou blocs. Donc par station, nous avons formé trois blocs. Chaque sac de litière (GM et FM) est fixé à une barre de fer à l'aide de ficelle souple de 40 cm de long. Les barres de fer sont implantées par une massette et les sacs reposés sur le fond. Nous avons ajouté des grosses pierres sur chaque sac pour les stabiliser. A chaque barre de fer sont accrochés quatre sacs de litière : deux GM et deux FM contenant les deux espèces de litière. Quatre barres de fer sur chaque bloc ont été implantées. Ces quatre barres correspondent aux quatre dates de retrait des sacs.

4.4. Retrait des sacs de litières

Quatre dates en jour ont caractérisé le retrait des sacs de litière notées T14, T28, T42 et T56. A chaque date, une barre de fer par bloc est enlevée à laquelle étaient accrochés quatre sacs de litière. Les ficelles qui reliaient les sacs à la barre sont coupées de manière discrète ; l'utilisation du filet troubleau lors du retrait des sacs a limité les risques de perte d'invertébrés associés aux litières dans les sacs. Chaque sac est transféré dans un sachet plastique zip avec ajout d'un certain volume d'eau de rivière pour empêcher un séchage au moment du transport. Les sacs sont placés dans les glacières et transportés au laboratoire pour traitement.

4.5. Traitement des échantillons

Au laboratoire, les échantillons ont été traités dans les deux heures suivant le retrait des sacs. Les sacs sont vidés individuellement. Les litières contenues dans les GM sont nettoyées sous robinet dans un tamis ; les invertébrés associés à ces litières sont triés et conservés dans les bocaux dans une solution d'alcool éthylique de concentration finale 70° pour être identifiés plus tard sous loupe.

Les litières contenues dans les sacs FM sont aussi nettoyées et débarrassées de sédiment. Dans chaque sac FM, nous avons pris au hasard, des feuilles sur lesquelles des disques de feuilles au nombre de dix ont été coupés à l'aide d'un emporte-pièce de 12 mm de diamètre.

Des dix disques de feuilles, cinq ont servi à la détermination des assemblages d'hyphomycètes aquatiques (sporulation) et les cinq autres à l'estimation de la biomasse fongique (dosage d'ergostérol).

4.6. Estimation de la masse de litière restante et des taux de décomposition

Les litières restantes ont été séchées à l'étuve pendant 48 h à 105°C puis pesées à température ambiante à 0,01 g près après refroidissement dans un dessiccateur afin de déterminer la masse sèche (MS). Elles sont ensuite broyées à l'aide d'un microbroyeur (Culatti). Un sous-échantillon de 250 mg de chaque a été brûlé au four à moufle pendant 3 h à 550°C à fin de déterminer la teneur en matière organique (Benfield, 1996), à partir de laquelle nous avons calculé la masse sèche sans cendre restante (AFDM : ash-free dry-mass). Cette opération a concerné aussi les contrôles. La masse de litière restant (ou la matière organique) dans les sacs après exposition dans la rivière (MS ou AFDM) est divisée par la masse sèche initiale afin de déterminer la proportion de la litière non décomposée ($0 < R < 1$). Nous avons utilisé la classification de Petersen & Cummins (1974) pour caractériser nos espèces de feuilles sur la base de leur taux de décomposition moyen (k).

4.7. Macroinvertébrés associés aux litières

A chaque retrait des sacs, les macroinvertébrés rencontrés dans chacun des sacs GM sont triés dans un tamis et placés dans des flacons contenant de l'éthanol 70% puis identifiés sous une loupe binoculaire (20X). Les identifications et les attributions aux groupes fonctionnels trophiques (Cummins & Klug, 1979) ont été réalisées à l'aide des ouvrages suivant : Durand et Lévêque (1980, 1981), Tachet et al. (2010) et d'autres travaux issus de la littérature. Les macroinvertébrés sont ensuite pesés au milligramme près après séchage à l'étuve pendant 24 heures à 105°C afin d'obtenir une mesure de la biomasse d'invertébrés au moment de la récolte des filets. Aussi, les abondances des différents taxons de macroinvertébrés et des groupes trophiques ont été déterminées.

4.8. Hyphomycètes aquatiques

a. Sporulation

La sporulation est une forme de multiplication asexuée rencontrée chez les champignons aquatiques. Elle consiste à la production de cellules asexuées ou conidies qui sont libérés dans la colonne d'eau après destruction de la matrice foliaire par le développement du mycélium. Elle est utilisée au laboratoire pour décrire les communautés d'hyphomycètes colonisant les litières dans les rivières. Au cours de mes travaux, j'ai fait une expérience de sporulation sur les disques de feuille de litière provenant des sacs FM. Cinq des dix disques de feuille sont placés dans les boîtes de Pétri dans un volume d'eau distillée de 20 ml. Les échantillons contenus dans les boîtes de Pétri sont ainsi soumis sous agitation légère pendant 48 h dans une salle aérée et propre d'une température moyenne de 24 -26°C. Après les 48 h, les disques

de feuilles de sporulation sont retirés de la boîte de Pétri et séchés ; un volume de 10 ml (aliquote) de chaque a été filtré sur une membrane filtre Whatman en nitrate de cellulose (20 mm de diamètre et 5 µm de porosité) et fixés au bleu Trypan (0,1%, 60% d'acide lactique). Les filtres sont ensuite mis entre lames et lamelles et observés au microscope au grossissement X 200 (voir (Bärlocher, 2005b)). La surface du filtre est alors divisée en champs (12). Les conidies d'hyphomycètes ont été comptées et identifiées au niveau spécifique. La structure des communautés d'hyphomycètes aquatique, leurs taux de sporulation et leur abondance relative sont déterminés. Les disques de feuilles retirés de la suspension ont été séchés à 105° pendant 48h et pesés. Ils serviront à la détermination de la perte de masse foliaire (taux de décomposition).

b. Biomasse fongique : dosage de l'ergostérol

Les biomasses d'hyphomycètes aquatiques se développant sur les litières ont été déterminées par dosage de l'ergostérol (Gessner et al. 2003).

Au cours de notre étude, la méthode décrite par Gessner & Schmitt (1996) a été légèrement modifiée. Les disques de feuilles fraîchement coupés ont été placés dans des fioles contenant chacune 5 ml de mélange Méthanol- Hydroxyde de Potassium (MeOH-KOH) sans passer par le congélateur et le lyophilisateur. L'extraction s'est effectuée dans ce mélange pendant 30 mn à 80°C (au bain-marie) et 30 mn à 4°C (réfrigérateur). La solution est ensuite acidifiée (1 ml HCl 0,65N) et un aliquote de 3 ml est purifié par gravitation sur des cartouches SPE (Waters Oasis HLB 60 mg 3cc). Après séchage des colonnes, l'ergostérol est récupéré par ajout de 1,4 ml d'isopropanol. Enfin, la teneur en ergostérol de l'extrait est dosée par HPLC (injection : 10 µl ; détection : 282 nm ; flux : 1,4 ml/min ; température : 33°C). L'ergostérol récupéré dans l'isopropanol est dosé en phase liquide par HPLC (Gessner et Schmitt, 1996). La biomasse mycélienne colonisant les litières a été exprimée en masse d'ergostérol par gramme de litière (AFDM). Les disques de feuilles ont été séchés à 105° pendant 24 h et pesés. Ces masses seront ajoutées à celles des feuilles restantes pour le calcul de la masse sèche finale.

4.9. Détermination des caractéristiques chimiques des litières

Parmi les facteurs conditionnant la décomposition de la litière végétale dans les rivières, la nature du matériel végétal a particulièrement retenu l'attention des écologistes. Des études ont montré que les différences constatées dans les vitesses de décomposition de différentes essences seraient attribuées à leur composition chimique, en général leur teneur en azote (Kaushik & Hynes, 1971), en lignine (Paul et al. 1983) ; (Suberkropp et al. 1976) ; (Gessner & Chauvet, 1994) et leur rapport C/N (Triska et al. 1975). Nous avons déterminé dans la présente étude, les teneurs en N, P, Mg, et Ca ; lignine et cellulose, et les rapports C/N.

N et P sont les deux éléments nutritifs les plus limitants des plantes (Reich & Oleksyn, 2004) ; Mg est une composante importante du régime alimentaire des invertébrés et sa concentration

dans la litière peut affecter la décomposition dans les écosystèmes terrestres et aquatiques (Makkonen et al. 2012 ; Garcia-Palacios et al. 2016).

Le carbone et l'azote contenus dans les feuilles ont été déterminés sur des sous-échantillons de 50 mg de broyat provenant des sacs GM et FM, ainsi que sur les litières supplémentaires (T0), en utilisant la technique d'analyseur élémentaire CHN dans un Flash 2000 Thermo Fisher Scientific (Waltham, MA, USA. NF ISO 10694 ; NF ISO 13878 ; NF EN 13137).

Le phosphore(P) est déterminé par la méthode spectrométrique au molybdate d'ammonium (NF EN 6878 adaptée) dans un spectrophotomètre (Uvi Light XT5 SECOMAM), après un pré-traitement des échantillons à l'oxydation au persulfate en milieu acide.

Les déterminations de Mg et de Ca ont été obtenues à partir de cinq aliquotes de 100 mg de litière broyée dans des tubes en polypropylène (Digitubes SCP Science France, Courtabœuf) et auxquelles on a ajouté 4 ml de HNO₃ ultra pure (65-67% de Sigma Aldrich et qui, ensuite ont été chauffés sur une plaque chauffante à 90 °C pendant une nuit. Les solutions digérées ont été diluées à 30 ml en utilisant de l'eau ultra pure (système mQ - Millipore) avant que les concentrations de Mg et de Ca ne soient déterminées en utilisant un ICP-OES IRIS Intrepid II de Thermo Electron. Les blancs étaient négligeables et des matériaux de référence (NIST 1515 Apple Leaves et WEPAL-IPE-176 - Reed / *Phragmites communis*) ont été utilisés pour assurer une bonne interprétation des résultats.

La lignine et la cellulose sont des constituants structuraux des plantes vasculaires qui représentent une part importante de la masse sèche de la litière. Les deux composés confèrent une ténacité aux feuilles, les protégeant contre l'herbivorie, des infections microbiennes et fournissant des propriétés d'imperméabilité aux parois cellulaires des plantes ; la lignine est particulièrement difficilement biodégradable. Les litières riches en ces composés tendent à être très réfractaires (Gessner & Chauvet, 1994 ; Gessner et al. 2010). Lignine et cellulose ont été approximées par gravimétrie suivant la méthode proposée par Goering & Van Soest (1970) (Gessner, 2005). L'analyse a été réalisée sur cinq répliques de chaque essence. Cette méthode consiste en une succession d'attaques visant à éliminer les différents composés de la feuille par étapes. Les feuilles sont séchées à l'étuve à 105°C pendant 48 h, pesées et broyées. Pour chaque espèce de feuilles, des sous-échantillons de 250 mg sont pris et placés dans les creusets poreux. Les échantillons sont maintenus dans des creusets poreux, de manière à retenir les fibres alors que les autres composés passent à travers les pores des creusets et sont ainsi éliminés. L'analyse comporte les étapes suivantes : 1) dilution à l'acide et au détergent (20 ml de Cetyltrimethylammonium bromide à 20 g/l dans de l'acide sulfurique à 0,5 M et 0,4mL de Decahydronaphtalene), cette étape permet d'éliminer tous les composés non fibreux (oligosaccharides, polyphénols). La teneur en fibres est donc égale à :

$$\frac{W_0 - W_t}{W_s} \cdot 100 = \text{FDA}$$

Où: W_0 = poids du creuset sec, y compris la fibre après lavage au détergent acide, W_t = poids taré du creuset séché au four,

W_s = poids initial de l'échantillon séché à l'étuve.

2) Digestion à l'acide sulfurique concentré (H_2SO_4 à 72%), cette étape a pour but d'éliminer la cellulose et de ne laisser dans les creusets que la lignine. On ajoute de l'acide concentré (H_2SO_4 à 72%) dans les creusets contenant les fibres et on remue à intervalles d'une heure pour que l'acide s'écoule nous avons faits trois additions de manière à couvrir continuellement le contenu (fibre) sans que le creuset ne soit rempli, pendant 3 h. Les contenus sont lavés avec de l'acétone puis abondamment avec de l'eau chaude jusqu'à ce qu'ils soient débarrassés d'acide. Les creusets sont séchés à l'étuve à 105°C pendant une nuit, puis pesés.

La cellulose est donc déterminée par digestion acide comme-suit :

$$\frac{La}{W_s} \cdot 100 = \text{CDA}$$

Où : La = perte due au traitement à H_2SO_4 à 72%,

3) Combustion complète de la matière organique par passage au four à moufle à 550°C pendant 3 heures, afin de déterminer la masse de matière minérale restant dans l'échantillon. Les échantillons sont placés dans un dessiccateur pendant 1 h puis pesés. La lignine est alors déterminée comme la masse restante après la digestion au détergent et à l'acide

$$\frac{Li}{W_s} \cdot 100 = \text{LAD}$$

Où : Li = perte après combustion de la matière organique traitée à H_2SO_4 à 72%

5. Analyses statistiques

A l'aide du logiciel Excel, les données d'inventaire ont été traitées. Pour chaque station étudiée, une liste faunistique, avec les abondances des différents taxons a été présentée. L'analyse de la structure de la faune benthique est aussi réalisée. Pour les macroinvertébrés benthiques, deux descripteurs de diversité ont été utilisés : l'indice de diversité de Shannon-Weaver (1949) et l'indice de régularité ou d'équitabilité de Pielou (Pielou, 1966).

Indices de diversité

Shannon-Weaver

De tous les indices, l'indice de diversité de Shannon est probablement le plus utilisé. Il a l'avantage de faire intervenir l'abondance des différentes espèces (Dajoz, 1985) et de n'être

subordonné à aucune hypothèse préalable sur la distribution des espèces et des individus (Blondel, 1979 ; Barbault, 1981).

Selon Ramade (2008), l'indice de diversité de Shannon-Weaver est calculé par la formule suivante :

$$H' = -\sum_{i=1} (P_i \times \log_2 P_i)$$

P_i = abondance proportionnelle ou pourcentage d'importance de l'espèce :

$P_i = n_i / N$; S , nombre total d'espèces (ici taxons) ;

n_i , le nombre d'individus d'une espèce dans l'échantillon et N , nombre total d'individus de toutes les espèces dans l'échantillon.

Équitabilité de Pielou (Pielou, 1966)

Il représente le rapport de l'indice de Shannon H' sur l'indice maximal théorique dans le peuplement (H_{\max})

$$E = H' / H_{\max}$$

$H_{\max} = \log_2 (S)$, où $\log_2(S) = \ln(S) / \ln(2)$;

H_{\max} , le logarithme du nombre total d'espèce ou taxons (S) dans l'échantillon ;

S = nombre total d'espèces (ici taxons).

L'équitabilité varie entre 0 et 1. Elle tend vers 0 quand la quasi-totalité des effectifs est concentrée sur une seule espèce ou sur deux espèces. Elle se rapproche de 1 lorsque toutes les espèces ont une même abondance (Barbault, 1981)

D'une manière générale, H' et E augmentent, d'une part avec le nombre d'espèces et, d'autre part, avec la régularité de leur distribution d'abondance ; Autrement dit un faible indice est la conséquence d'un faible nombre de taxons et/ou de la dominance de quelques espèces.

Les taux de décomposition (k) ont été déterminés à partir d'un modèle exponentiel :

$M_t = M_0 e^{-k t}$ (Wieder & Lang 1982), avec M_t la masse restante à un temps t (en jours) et M_0 la masse initiale. L'obtention du coefficient k se fait à l'aide de la méthode des moindres carrés par régression non-linéaire. Le temps t peut être remplacé par les degrés jour (températures journalières moyennes cumulées sur la durée de l'expérimentation) pour corriger le k par la température.

Une ANCOVA (analyse de covariance) a été utilisée pour comparer le taux de décomposition entre espèces, le test- t a été utilisé pour comparer les teneurs en ergostérol. Ces tests sont effectués dans le logiciel XLSTAT 2015.2.02.

Chapitre II. Diversité des macroinvertébrés benthiques de Guinée : cas des rivières de Ziama et du bassin du Milo

Introduction

Les cours d'eau sont parmi les écosystèmes les plus complexes et dynamiques (Dynesius et Nilson 1994). Ils jouent des rôles essentiels dans la conservation de la biodiversité, dans le fonctionnement des organismes et dans le cycle de matière organique. Ce sont des milieux très productifs qui hébergent plusieurs formes de vie (invertébrés, poissons, amphibiens, oiseaux, mammifères, reptiles, algues, macrophytes).

Le benthos est l'ensemble des organismes vivant au fond des eaux, stagnantes ou courantes. Il est en majorité constitué par les macroinvertébrés, les champignons, les bactéries et algues.

Les macroinvertébrés benthiques sont des organismes animaux visibles à l'œil nu tels que les insectes, les mollusques, les crustacés et les vers qui habitent le fond des cours d'eau et des lacs ou des mousses et algues qui le tapissent (Tachet et al. 2006). Cummins (1975) considère que les macroinvertébrés ont au moins 3-5 mm au dernier stade de leur développement, ce qui implique un recouvrement des tailles entre les stades jeunes de macroinvertébrés et les derniers stades de microinvertébrés. Ces petits animaux forment des maillons importants de la chaîne alimentaire et sont d'excellents bioindicateurs.

1. Importance alimentaire et médicale des invertébrés aquatiques

Dans ses relations avec la nature, l'homme est intéressé par ce qui le concerne directement : en général dans le domaine des eaux douces, les poissons et la pollution. De ce fait, les macroinvertébrés, ou tout court les invertébrés, comme bien d'autres animaux, sont mal connus ou ignorés. Certaines espèces d'invertébrés sont comestibles pour l'Homme (crustacés, moules etc.) ou utilisées comme appât dans la pêche. Par ailleurs, bon nombre d'invertébrés sont des agents vecteurs ou hôtes intermédiaires de parasites responsables de maladies qui constituent de nos jours des préoccupations de santé publique.

Les glossines ou mouches Tsé- Tsé sont vecteurs du trypanosome gambiens, agent pathogène de la trypanosomiase africaine ou maladie du sommeil qui sévit en Afrique tropicale ; L'Onchocercose est une maladie parasitaire causée par la filaire *Onchocerca volvulus* transmise par des insectes de la famille des Simuliidae appartenant au complexe *Simulium damnosum* en Afrique de l'ouest (Philippon, 1981). Certains mollusques Planorbidae (genre *Bulinus*) sont hôtes intermédiaires des Schistosomes responsables des bilharzioses chez les vertébrés et l'homme (Durand et Lévêque, 1980 ; Sarr et al. 2011).

En Afrique Occidentale et en particulier dans les régions de savane, les similies manifestent partout une vive agressivité vis-à-vis de l'homme par la nuisance que causent leurs piqûres. Outre la gêne très importante, cette nuisance est dans certains cas incompatible avec l'exploitation des terres. Le seuil de nuisance simulidienne correspond à 100 piqûres par jour par personne (Phillippon , 1978).

En Guinée, principalement en Haute Guinée, la pullulation des Simuliidae, par les nuisances qu'elle apporte a provoqué le déplacement des populations riveraines abandonnant ainsi des terres fertiles vers les milieux très éloignés des cours d'eau donc peu productifs, ce qui constitue l'ultime défense des populations contre la maladie (FOFANA. I., données non publiées).

Les invertébrés aquatiques constituent un groupe essentiel notamment aux trois points suivants : la nourriture des poissons, l'évaluation de la qualité des eaux de surface et la transformation de la matière organique.

2. Importance des invertébrés dans l'alimentation des poissons

Dans les écosystèmes, qu'ils soient terrestres ou aquatiques, les végétaux constituent les producteurs primaires ; les invertébrés peuvent constituer des consommateurs d'ordre I et II. Ces invertébrés sont consommés à leur tour par des poissons (consommateurs III), ceux-ci sont utilisés par des poissons carnivores (Cummins, 1975 ; Déjoux, 1981 ; Diomandé, 2001 ; Kouamé et al. 2006 ; Gnohossou et al. 2009) servant de nourriture aux oiseaux d'eau qui sont à leur tour des bioindicateurs des différents changements environnementaux (Wangari, 1986) : c'est le réseau trophique.

3. Les invertébrés d'eau douce comme bioindicateurs de pollution

Pour une gestion durable des perturbations des milieux aquatiques, des systèmes de surveillance de l'état d'intégrité sont élaborés à l'aide des organismes aquatiques (Hart et al. 1999). La bioindication au sens large se réfère à la capacité d'organismes ou d'un ensemble d'organismes à révéler les caractéristiques et l'évolution d'un milieu par leur présence, leur absence ou leur comportement démographique (Blandin, 1986). Ces êtres vivants sont alors qualifiés de bioindicateurs. En comparaison avec les données chimiques, le contrôle biologique offre un moyen relativement abordable de mesure environnementale pour l'évaluation de la dégradation des habitats aquatiques et de la perte de la diversité biologique induite par les perturbations anthropique (Hynes, 1960 ; Hawkes, 1979 ; Karr, 1991). Les macroinvertébrés constituent un groupe taxonomique très hétérogène regroupant plusieurs phylums. Cette grande diversité de formes confère à ce groupe une grande diversité de réponses potentielles aux perturbations, et de ce fait, de bons candidats pour la bioévaluation (Rosenberg & Resh, 1993) . Les macroinvertébrés benthiques sont à l'origine de nombreux indices biotiques pour la plupart basés sur l'abondance ou la richesse d'un certain nombre de groupes taxonomiques indicateurs (Rosenberg & Resh, 1993 ; Tachet et al. 2006). Ils permettent d'obtenir un portrait beaucoup plus précis de l'intégrité d'un écosystème (Yoder & Rankin, 1995). La surveillance biologique des communautés benthiques est aujourd'hui l'outil le plus sensible pour détecter de façon rapide et précise les perturbations dans les biocénoses aquatiques (Cairns & Pratt 1993).

4. Macroinvertébrés et transformation de la matière organique

Dans les écosystèmes les végétaux constituent les producteurs primaires. Une part importante des feuilles des arbres tombe ou est entraînée par le vent dans les eaux stagnantes ou courantes. Les macroinvertébrés déchetiseurs sont connus pour être capables d'augmenter le taux de dégradation de la litière (Anderson & Sedell, 1979 ; Webster & Benfield, 1986 ; Graça, 2011). Par leur activité de consommation, ils transforment la matière organique particulaire grossière (MOPG) en matière organique particulaire fine (MOPF), utilisable par d'autres groupes d'invertébrés (les collecteurs). Les macroinvertébrés jouent ainsi un rôle fondamental dans la transformation organique et la distribution du carbone au sein des différents maillons du réseau trophique (Webster & Benfield, 1986 ; Suberkropp, 1998 ; Gessner et al. 1999). Dans ce dernier cas, pour comprendre le rôle que joueraient les macroinvertébrés benthiques dans les processus écosystémiques tel la transformation de la matière organique dans les cours d'eau, il est nécessaire de les assigner à des groupes fonctionnels trophiques (Cummins, 1973 ; Cummins & Klug, 1979).

De toutes les fonctions énumérées, notre attention a porté particulièrement sur la transformation de la matière organique, sujet qui sera développé tout au long de ce travail et qui constitue d'ailleurs l'essentiel de cette thèse.

5. Etat des connaissances en Guinée

Il existe très peu de travaux généraux sur les rivières tropicales africaines (Lévêque et al. 1983). En Guinée, les premiers travaux existants sur les macroinvertébrés aquatiques du Milo (Haut Niger) datent des années 1990, avec le programme régional de lutte contre l'onchocercose humaine dont le vecteur, *Simulium damnosum*, vit dans les eaux courantes. Ensuite des données fragmentaires existent sur des groupes d'invertébrés telles que Cumberlidge & Huguet (2003, 2006) sur les crustacés des eaux douces de Boké (Basse-Guinée) et du Nimba et de ses régions (Guinée Forestière).

Selon le centre d'échange de Guinée sur la diversité biologique (avril 2004), sont inventoriés les mollusques gastéropodes, les arachnides, les crustacés (15 espèces, 7 familles), les insectes (53 espèces ont été identifiées sur le Cavally, au Mont Nimba, comme insectes vivant en eau douce).

Le phénomène de dégradation des habitats dû aux activités anthropiques est une réalité indéniable notamment dans les pays en voie de développement.

En Guinée, d'une manière générale, ces organismes aquatiques sont très mal connus et les données presque inexistantes. Or, la gestion de tout écosystème qu'il soit terrestre ou aquatique passe par la connaissance de sa biologie et de son écologie, donc de son fonctionnement. De même, l'utilisation de toute communauté biologique dans les systèmes de conservation et/ou de surveillance des eaux nécessite la caractérisation de sa diversité et

de sa structure (Allan & Johnson, 1997). C'est pourquoi il est utile d'orienter les recherches vers ce domaine jusque-là presque vierge. L'objectif de cette partie de ma thèse est de contribuer à la connaissance des macroinvertébrés benthiques de Guinée. Au cours de mes travaux, j'ai abordé l'étude de la diversité taxonomique et fonctionnelle des communautés de macroinvertébrés benthiques de quelques rivières de la Guinée forestière (Ziama) et de la Haute-Guinée (bassin du Milo).

Sites

Notre étude sur les macroinvertébrés benthiques a été conduite dans les cours d'eau de la forêt classée de Ziama (en Guinée Forestière) et du bassin de la rivière Milo (en Haute-Guinée). Six cours d'eau par région furent retenus. Sur chacun des cours d'eau, une station a été choisie. Ce sont : NL (8°40' N ; -9°32' W, 620), FAM (8°38' N, -9°30' W), WH (8°38' N, -9°29' W), BT (8°34' N, -9°22' W), VRE (8°34' N, -9°29' W) et KOM (8°31' N, -9°20') localisées dans le bassin de la Vère (forêt classée de Ziama) ; DJS (10°48' N, -9°05' W), DN (9°97' N, -9°13' W), SBR (9°75' N, -9°43' W), LMB (10°36' N, -9°37' W), KON (10°36' N, -9°37' W), WN (9°87' N, -9°54' W), dans le bassin de la rivière Milo (Haute-Guinée). Pour la localisation des stations, voir chapitre I.

Méthodes

1. Paramètres physico-chimiques de l'eau

Dans l'ensemble, la température, le pH, la conductivité et l'oxygénation (mg/L et % de saturation) de l'eau ont été mesurés *in situ* dans la colonne d'eau à l'aide d'une sonde multi-paramètres (WTW). Pour des raisons techniques, les mesures ont été réalisées une seule fois (juillet 2013 en HG et juillet, 2014 en GF) et toutes les stations n'ont pas pu être explorées. De ce fait, les résultats seront présentés à titre indicatif et ne seront pris en compte dans le traitement et l'analyse des résultats de la faune.

2. Techniques de prélèvement

Ce travail a été réalisé entre juin et juillet 2013 dans le bassin du Milo et mai et juin 2014 dans les cours d'eau de Ziama, lors d'une seule campagne de prélèvement. La méthode proposée par Verneaux et Tuffery (1967) et De Pauw et Vanhooren (1983) a été utilisée. Sur chaque station, douze prélèvements représentatifs des principaux habitats (couple substrat/vitesse du courant) repérés sur la station ont été réalisés à l'aide d'un filet Surber (vide de maille de 500 µm) pour les habitats lotiques et d'un filet troubleau pour les habitats lenticques, au prorata des surfaces de recouvrement relatives des différents habitats. L'effort d'échantillonnage a été le même à toutes les stations. Une fois prélevés, les échantillons ont été placés dans les bocaux et transportés au laboratoire pour le tri.

3. Tri et détermination

Au laboratoire, les échantillons récoltés sont nettoyés et triés sous tamis de mailles différentes et conservés dans de l'alcool (éthanol à 70% en concentration finale) (Vondel, v. B. & Dettner, 1997) en vue de leur détermination. L'identification des macroinvertébrés benthiques a été faite sous une loupe binoculaire. Les macroinvertébrés sont identifiés pour la plus part au genre (sauf pour les Annélides : famille) à l'aide des clés de déterminations proposées par Durand et Lévêque (1980, 1981) et Tachet et al. (2006).

4. Analyse de la faune

Les grands groupes taxonomiques de macroinvertébrés benthiques identifiés au cours de l'étude ont été décrits. Pour chaque station, une liste des taxons de macroinvertébrés a été faite en indiquant leurs abondances relatives.

5. Groupes fonctionnels trophiques

Les différents taxons de macroinvertébrés benthiques identifiés ont été assignés à des groupes fonctionnels trophiques (Cummins, 1973 ; Cummins & Klug, 1979) à partir des données de la littérature issues des travaux de Durand et Lévêque (1980, 1981), Merritt et al. (2008), Tachet et al. (2006) et aussi des résultats de certains travaux réalisés en zone tropicale (par exemple : .

6. Traitement des données

Les données d'inventaires faunistiques ont été traitées à l'aide des indices de diversité de Shannon et d'équitabilité de Pielou. Un test-t a été utilisé pour la comparaison des deux zones d'étude, avec l'aide du logiciel XLSTAT 2015.06.36746.

Résultats

1. Paramètres physico-chimiques de l'eau

Les analyses des paramètres physico-chimiques de l'eau ont été effectuées parallèlement avec les prélèvements de la faune benthique. Les résultats sont regroupés dans le tableau 1.

La température de l'eau variait en fonction de celle de l'air. Les stations situées en zone forestière dans le Ziama (température moyenne de l'air : 23°C) avaient des valeurs de température comprises entre 22 et 24°C tandis que celles du bassin du Milo (avec une température de l'air de 28-32°C) se situaient entre 26 et 28°C.

La conductivité était très faible et variait de 15 à 31 $\mu\text{S}/\text{cm}$ dans les stations pour lesquelles les données sont disponibles. L'oxygène dissous était proche de la saturation pour certaines stations (7- 8 mg/L) et faible pour d'autres (4-5 mg/L). La plus faible concentration en O_2 a été

enregistrée dans le bassin du Milo. Le pH était en général près de la neutralité pour toutes les stations (6,03 – 7,5).

Tableau II. 1. Paramètres physico-chimiques mesurés dans les stations (N : non déterminé)

| Paramètres | NL | FAM | KOM | BT | WH | VRE | DJS | DN | LMB | SBR | KON | WN |
|----------------------|-----|------|-----|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| pH | 7,2 | 7,5 | 6,5 | 6,03 | 7,2 | 6,8 | 6,85 | 6,91 | 6,35 | 6,83 | 6,22 | 6,15 |
| Oxygène (mg/L) | 7,9 | 7,9 | 6,9 | 4,3 | 8 | 7,8 | 7,02 | N | 6,04 | 6,08 | 4,16 | N |
| Conductivité (µS/cm) | 30 | 31 | 15 | 16 | 33 | 25 | N | N | N | N | N | N |
| Température (° C) | 22 | 22,6 | 24 | 25,8 | 22,5 | 24,3 | 25 | 25,8 | 26, | 26 | 27 | 26,4 |

Analyse globale de la faune

L'étude du benthos permet d'apprécier, la structure ainsi que la distribution dans le temps et dans l'espace des macroinvertébrés en place (Céréghino, 1992). Les invertébrés vivant au fond des cours d'eau se répartissent de manière hétérogène. Leur distribution dépend des conditions environnementales (nature du substrat, vitesse du courant, couverture végétale, etc.).

La présente étude faunistique, effectuée au cours d'une campagne de prélèvements, a permis de recenser, pour les deux zones d'étude, 1956 individus répartis dans cinq grands groupes zoologiques (les Vers, les Mollusques, les Crustacés, les Arachnides et les Insectes), 11 ordres ou classes, 36 familles et 45 genres.

Tableau II.2. Nombre de familles et de genres par groupe zoologique

| Groupes zoologiques | Nombre de familles | Nombre de genres |
|---------------------|--------------------|------------------|
| Oligochètes | 1 | 1 |
| Achètes Hirudinées | 1 | 1 |
| Mollusques | 3 | 3 |
| Crustacés | 3 | 4 |
| Arachnides | 1 | 1 |
| Ephéméroptères | 2 | 2 |
| Odonates | 6 | 7 |
| Plécoptères | 1 | 1 |
| Hétéroptères | 8 | 10 |
| coléoptères | 8 | 13 |
| Diptères | 2 | 2 |
| Total | 36 | 45 |

Sur les 45 taxons d'invertébrés benthiques identifiés durant cette étude, 35 (soit 78%) sont des insectes et 22% appartenaient aux autres groupes : les Crustacés (8,9%), les Mollusques (6,7%), les Vers (4,4%) et en fin les Araignées (2,2%).

Les groupes les mieux représentés sont les Coléoptères et les Hétéroptères, ils comptent chacun 8 familles. Ensuite viennent les Odonates (6 familles), les Crustacés et les Mollusques (3 familles), les Ephéméroptères et les Diptères (2 familles). Les autres sont représentés par 1 famille, ce sont : les Plécoptères, les Oligochètes, les Hirudinées et les Araignées. Globalement, l'effectif du peuplement montre que les Coléoptères sont nettement dominants. Ils représentent 49,7% (soit 972 individus) de la faune récoltée. Ils sont suivis des Hétéroptères, 14,2% (277 individus) ; les Crustacés 12,8% (251 individus) ; les Odonates, 8,7% (170 individus); les Diptères, 6,4% (125 individus) ; les Mollusques, 2,4% ; les Araignées (1,8%) ; les Hirudinées (1,2%) et enfin viennent les Oligochètes (0,8%) et les Plécoptères (0,5%).

Aucune différence significative n'est détectée en termes de diversité taxonomique entre les deux régions d'étude (*test- t*, $p = 0,078$).

3. Abondance

L'abondance des différents taxons identifiés variait considérablement selon la région considérée. Dans les stations du Ziama (Figure II.1) les macroinvertébrés benthiques identifiés cumulaient un effectif de 568 individus (27 taxons). Les Crustacés, bien que moins diversifiés (2 taxons), étaient les plus abondants (36,8 %). Ils étaient suivis par les Hétéroptères (21,30%), les Odonates (17,7%) et les Coléoptères (13,9%). les Arachnides totalisaient 4,05%, les Vers Achètes (2,1%), les Plécoptères (1,76%), les Ephéméroptères (1,23 %) et enfin les Mollusques et les Diptères moins de 1%.

Dans le bassin du Milo (HG), 35 taxons ont été identifiés pour un effectif total de 1388 individus. Dans ces stations, les Coléoptères constituaient le groupe le plus abondant avec 64,3% (893 individus) de l'effectif cumulé. Ils étaient suivis par les Hétéroptères (11,2 %), les Diptères (8,86 %) et les Odonates (4,9 %). Les Crustacés et les Mollusques représentent respectivement 3,03 % et 3,10 %. Les autres groupes étaient chacun inférieur à 2% : Ephéméroptères (1,7 %), Oligochètes (1,1 %), Arachnides (0,8 %) et Achètes (0,7 %). Tout comme l'abondance, la richesse en nombre de taxons variait aussi en fonction des stations. Elle était la plus élevée (17 taxons) à la station DN localisée dans le bassin du Milo et la plus faible (7 taxons) à la station NL (forêt Ziama). La diversité taxonomique et l'abondance des groupes faunistiques sont montrées à la figure II.2.

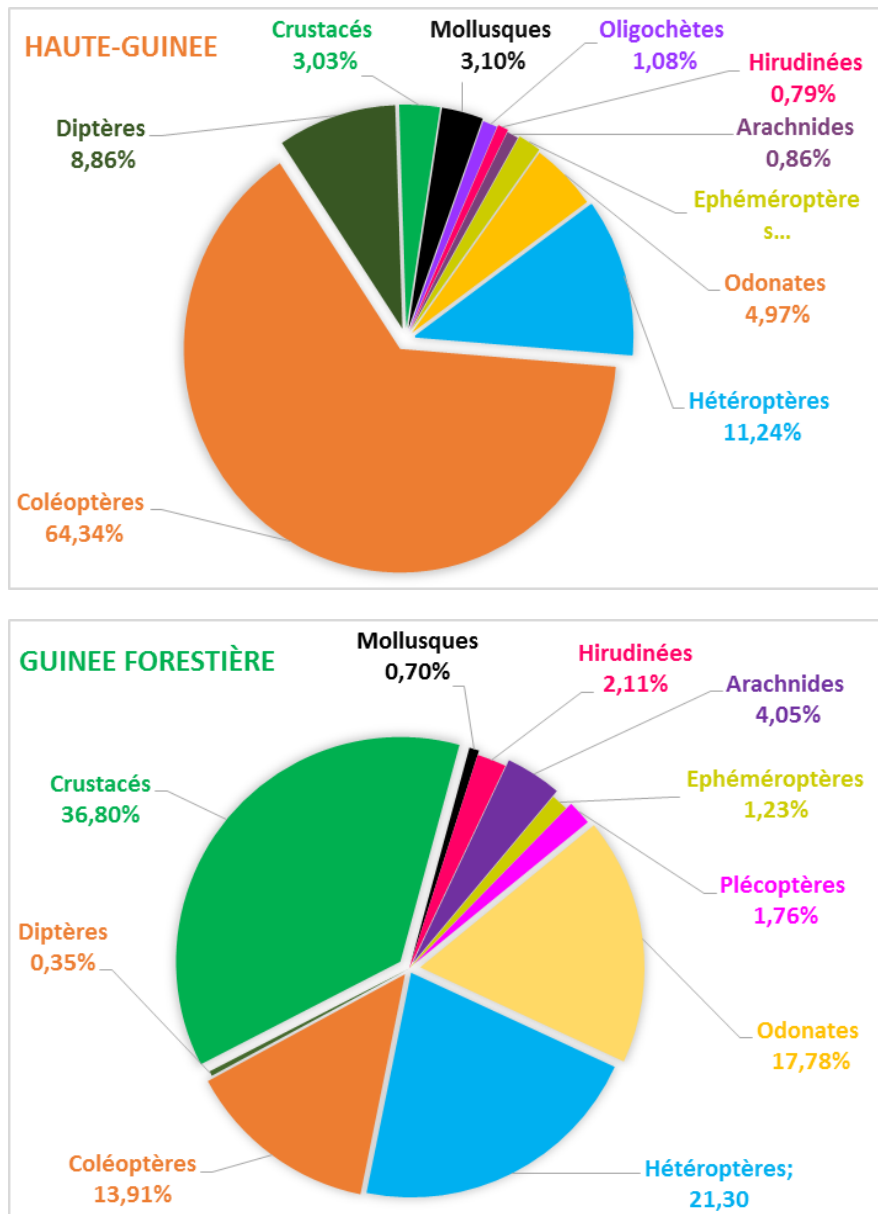


Figure II. 14. Abondance des groupes faunistiques dans les stations étudiées

4. Diversité : Indice de Shannon-Weaver – Equitabilité

Dans les études de diversité, des formules synthétiques sont souvent proposées pour décrire la structure d'une communauté. Deux descripteurs de diversité ont été retenus dans la présente étude à savoir l'indice de diversité de Shannon-Weaver (H') et l'Equitabilité de Piélou (Piélou, 1966). L'indice de Shannon et Weaver (Shannon et Weaver, 1949) présente l'intérêt écologique de fournir une indication globale de l'importance relative des différents taxons (Bournaud et Keck, 1980). Nous avons calculé pour chaque station, l'indice de diversité H' qui intègre à la fois la richesse taxonomique et l'abondance relative des différents taxons. L'équitabilité E qui correspond à l'indice de diversité relative est le rapport de H'/H_{max} , H_{max}

étant la valeur maximale théorique que H' peut atteindre. Elle renseigne sur la stabilité du milieu par la régularité du peuplement.

Tout comme la richesse taxonomique et l'abondance, H' et E aussi présentaient une forte variation en fonction des stations (figure II.2) La valeur de H' varie entre 1,23 (station NL) et 2,67 (station VRE). Quant à E , sa valeur fluctuait entre 0,43 (station KON) et 0,68 (station VRE). Les deux zones d'études n'étaient pas significativement différentes (*test-t*, $p = 0,921$ et $0,613$, respectivement pour H' et E).

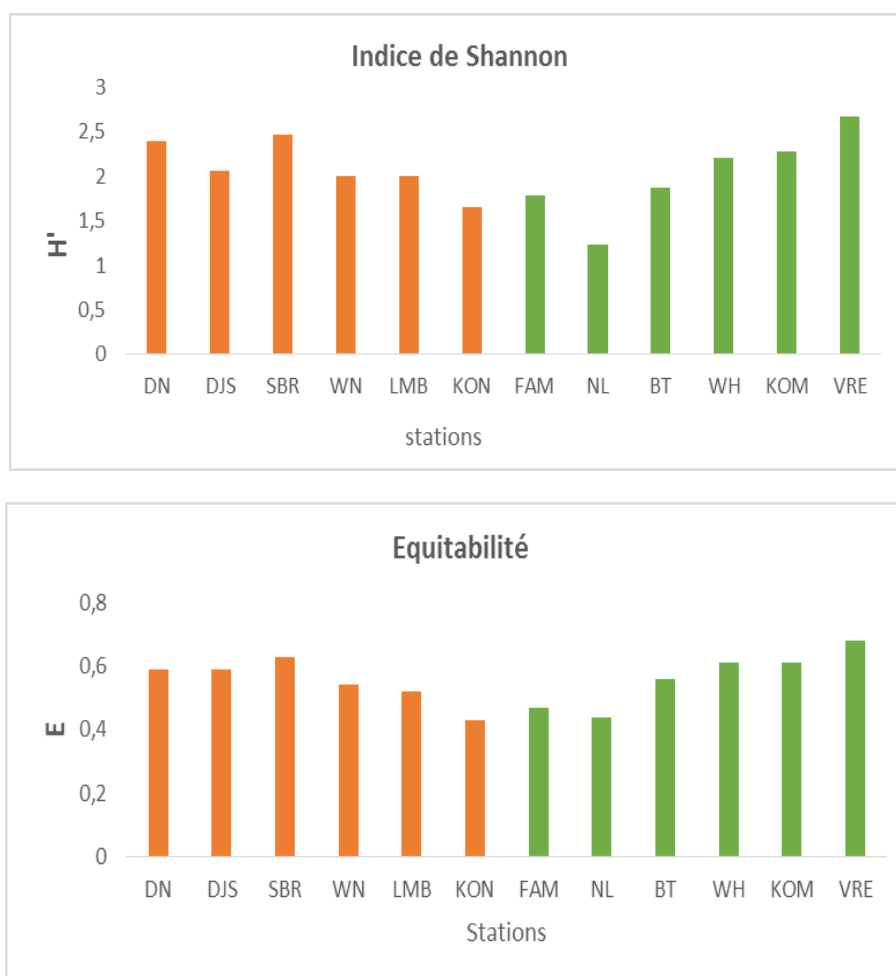


Figure II. 15. Descripteurs de diversité (en orange : HG ; en vert : GF)

5. Importance des différents ordres par station

Oligochètes

Ce groupe dans nos stations est présenté par une 1 famille, les Lumbriculidae. Au total, 15 individus (soit 0,77% de la faune totale) sont récoltés. Ils sont absents des stations de la Guinée Forestière.

Achètes ou Hirudinées

23 individus de ce groupes ont été identifiés (soit 1,18 % de la faune totale) appartenant à la famille des Hirudidae (Sangsues). Les Hirudidae sont présents seulement dans deux stations, WN et BT.

Mollusques

Dans nos stations, 43 individus (soit 3,10 % de la faune totale) ont été récoltés, appartenant à 3 familles et 3 genres: Planorbidae (*Bulinus*), Lymnaeidae (*Lymnaea*) et Sphaeriidae (*Sphaerium*). Les deux premières familles étaient plus importante numériquement. Leur présence est en général notable dans les stations de plaine (Haute-Guinée), contrastant avec les stations de Guinée Forestière (figure II.3)

Crustacés

Les crustacés dans la présente étude étaient parmi les groupes les moins diversifiés. 3 familles et 4 genres ont été identifiés : Atyidae (*Caridina*), Potamonautidae (*Liberonautes et Potamonautes*) et Asellidae (*Asellus*). Du point de vue abondance relative, ils occupaient la troisième place après les Coléoptères et les Hétéroptères. 251 individus (soit 12,83 % de la faune) ont été récoltés. La famille des Atyidae est la plus abondante particulièrement dans les cours d'eau de Guinée forestière. Les crustacés sont absents de la plupart de nos stations de Haute- Guinée.

Araignées

C'est aussi un groupe peu diversifié et peu représenté dans cette étude. 35 individus (soit 1,79% de la faune totale) appartenant à la classe des araignées ont été inventoriés. Avec de faibles abondances, leur présence est surtout marquée dans les stations de Guinée Forestière. Toutefois, le maximum de l'effectif de ce groupe a été relevé à la station SBR dans le bassin du Milo.

Ephéméroptères

Ils constituent le groupe faunistique le moins représenté dans la faune benthique récoltée dans notre étude, avec 1,6% (31 individus) de la faune globale. Ils sont représentés par deux taxons, *Baetis et Adenophlebia*, respectivement de la famille des Baetidae et Leptophlebiidae et sont absents de beaucoup de nos stations.

Plécoptères

C'est l'ordre le moins représenté de la faune récoltée lors de cette étude. Leur présence a été révélée seulement dans deux stations, FAM et WH du Ziama, avec un effectif total de 10 individus (soit 0,5% de la faune). Ils sont représentés par la famille des Perlidae et le genre *Neoperla*

Odonates

D'après nos résultats, l'abondance des Odonates est assez diversifiée : 170 individus (soit 8,7% de la faune totale) ont été inventoriés, appartenant à 6 familles et 7 genres : Libellulidae (*Libellula*), Aeshnidae (*Aeshna*), Gomphidae (*Gomphus*, *Paragomphus*), Lestidae (*Lestes*), les Calopterygidae (*Phaon*) et Chlorocyphidae (*Chlorocypha*). Les Odonates ont été récoltés pratiquement dans toutes nos stations sauf à la station WN (HG), où ils sont absents.

Hétéroptères

Selon nos résultats, la faune récoltée des Hétéroptères compte 277 individus, soit 14,2% de la faune totale inventoriée. Ce groupe d'invertébrés appartient à 8 familles : Belostomatidae (*Appasus*), Corixidae (*Micronecta*), Gerridae (*Gerris*), Hydrometridae (*Hydrometra*), Nepidae (*Nepa* et *Ranatra*), Naucoridae (*Naucoris*), Notonectidae (*Anisops* et *Notonecta*) et Veliidae (*Velia*).

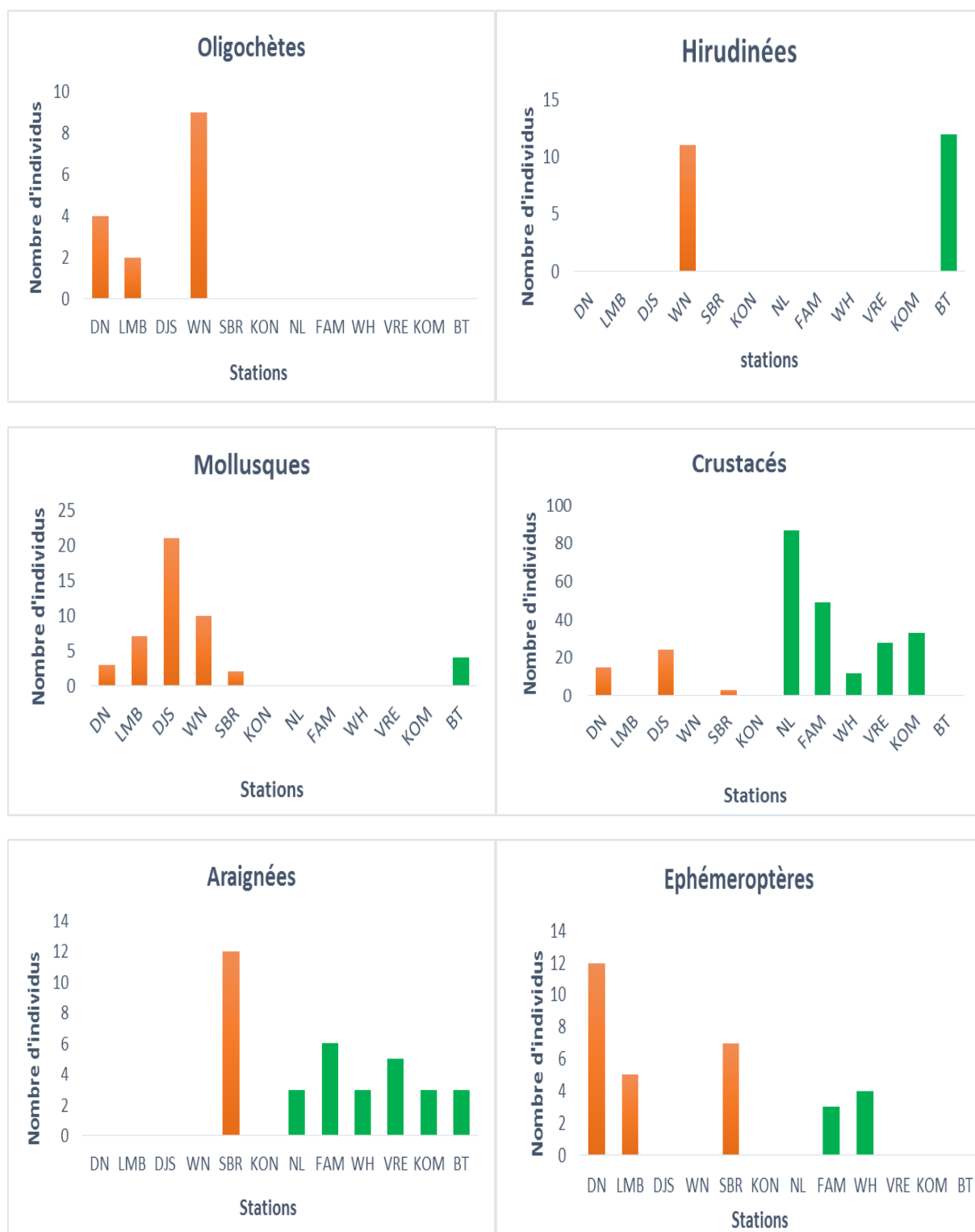
La répartition des Hétéroptères dans nos zones d'étude révèle l'existence de ces invertébrés dans toutes les stations avec des proportions variables. Toutefois, le nombre d'individus récoltés est plus importants dans les stations SBR et WN et faible à la station BT.

Coléoptères

Dans le présent travail, l'ordre des Coléoptères représente le groupe le plus diversifié. Il compte 8 familles et 13 genres qui sont : Dytiscidae (*Hydrovatus* et *Hydrocanthus*), Elmidae (*Limnius* et *Elmis*), Haliplidae (*Peltodytes*), Helodidae (*Elodes* et *Cyphon*), Hydraenidae (*Hydraena*), Hydrochidae (*Hydrochus*), Hydrophilidae (*Hydrochara* et *Hydrophilus*), et Gyrinidae (*Orectogyrus* et *Aulonogyrus*). Un total de 972 individus, soit 49,7% de la faune totale ont été récoltés.

Diptères

Les Diptères sont l'ordre le moins diversifié dans ce travail. Ils sont représentés par deux familles, les Chironomidae et les Tabanidae avec au total, 125 individus soit 6,4% de la faune récoltée appartenant aux genres *Chironomus* et *Tabanus*. La famille des Chironomidae était la plus importante numériquement et comptait à elle seule 123 individus. La répartition des Diptères dans notre étude apparaît très localisée, limitée aux stations DN, LMB, DJS et SBR (HG) et FAM (Tabanidae) en GF.



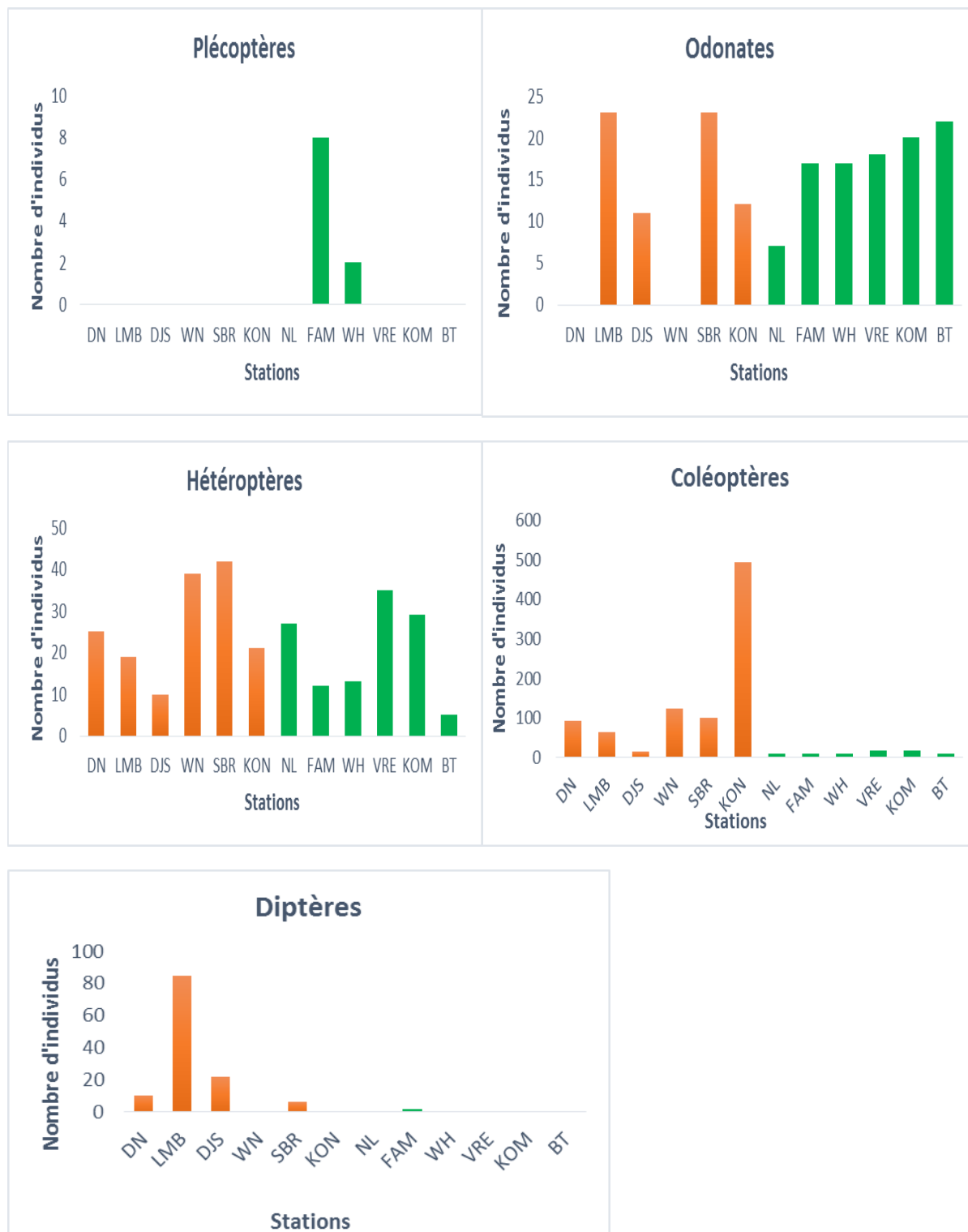


Figure II. 16. Distribution des différents ordres/classes dans les stations (en orange : HG ; en vert : GF)

6. Groupes fonctionnels trophiques

Les groupes trophiques décrivent le mode d'alimentation des macroinvertébrés. Cummins, (1973) a proposé une classification de la faune benthique par catégorie trophique.

Les macroinvertébrés sont classifiés non pas par ce qu'ils mangent mais la façon dont ils se procurent leur nourriture. Les invertébrés identifiés dans la présente étude sont repartis dans quatre groupes fonctionnels trophiques : les prédateurs, les racleurs, les collecteurs et les déchetueurs. La liste des macroinvertébrés identifiés et leur assignation à des groupes fonctionnels trophiques est présentée dans le tableau II.3.

Tableau II.3. Liste des invertébrés benthiques récoltés et leur assignation aux groupes fonctionnels trophiques sur la base de la littérature disponible

| Ordres/Familles | GFT | Références | Ordres/Familles | GFT | Références |
|------------------------------|-----|-------------|----------------------------|-----|------------|
| <u>Oligochètes</u> | | | Libellulidae | P | 1, 2, 3 |
| Lumbriculidae | C | 1*, 2, 3, 6 | Lestidae | P | 1, 2, 3 |
| <u>Hirudinées</u> | | | <u>Hétéroptères</u> | | |
| <u>Hirudidae</u> | P | 2, 3 | Belostomatidae | P | 1, 2 |
| <u>Mollusques</u> | | | Corixidae | R | 1, 2, 3 |
| Lymnaeidae | R | 3, 2, 1* | Gerridae | P | 1, 2, 3, 4 |
| Planorbidae | R | 3, 2, 1* | Hydrometridae | P | 1, 2, 3, 5 |
| Sphaeridae | C | 3, 2, 1* | Nepidae | P | 1, 2, 3, 4 |
| <u>Crustacés</u> | | | Naucoridae | P | 1, 2, 3, 4 |
| Asselidae | D | 2 | Notonectidae | P | 1, 2, 3, 4 |
| Atyidae | D | 1, 2 | Veliidae | P | 1, 2, 3, 4 |
| Potamonautidae | D | 1*, 6 | <u>Coléoptères</u> | | |
| <u>Araignées</u> | P | 2, 3 | Dytiscidae | P | 1, 2, 3, 4 |
| <u>Ephéméroptères</u> | | | Elmidae | R | 2, 3, 5 |
| Baetidae | C | 1, 2, 3, 4 | Haliplidae | R | 1 |
| Leptophlebiidae | C | 1, 2, 3, 4 | Helodidae | R | 3, 2 |
| <u>Plécoptères</u> | | | Hydraenidae | R | 2 |
| Perlidae(Neoperla) | P | 1 | Hydrochidae | | id |
| <u>Odonates</u> | | | Hydrophilidae | R | 2, 3 |
| Aeshnidae | P | 1, 2, 4 | Gyrinidae | P | 1, 2, 3, 4 |
| Calopterygidae | P | 1, 2 | <u>Diptères</u> | | |
| Chlorocyphidae | P | 1 | Chironomidae | C | 1, 2, 3, 4 |
| Gomphidae | P | 1, 2, 3 | Tabanidae | p | 1, 4 |

Légende : Durand et Lévêque, (1981)(1) ; Durand et Lévêque, (1980) (1*) ; Tachet et al., (2006) (2) ; Cummins et al, (2005) (3) ; Merritt et al, (2008) (4) ; Cheshire et al., (2005) (5) ; Dobson, (2004) (6).

Du point de vue richesse taxonomique, les prédateurs dans la présente étude, sont les plus diversifiés (27 genres). Ils sont suivis des racleurs, des collecteurs et en fin des déchetueurs

(figure II.4). En termes d'abondance numérique, les prédateurs dominaient les effectifs, ensuite viennent les racleurs ; les déchiquiteurs prennent l'avance sur les collecteurs.

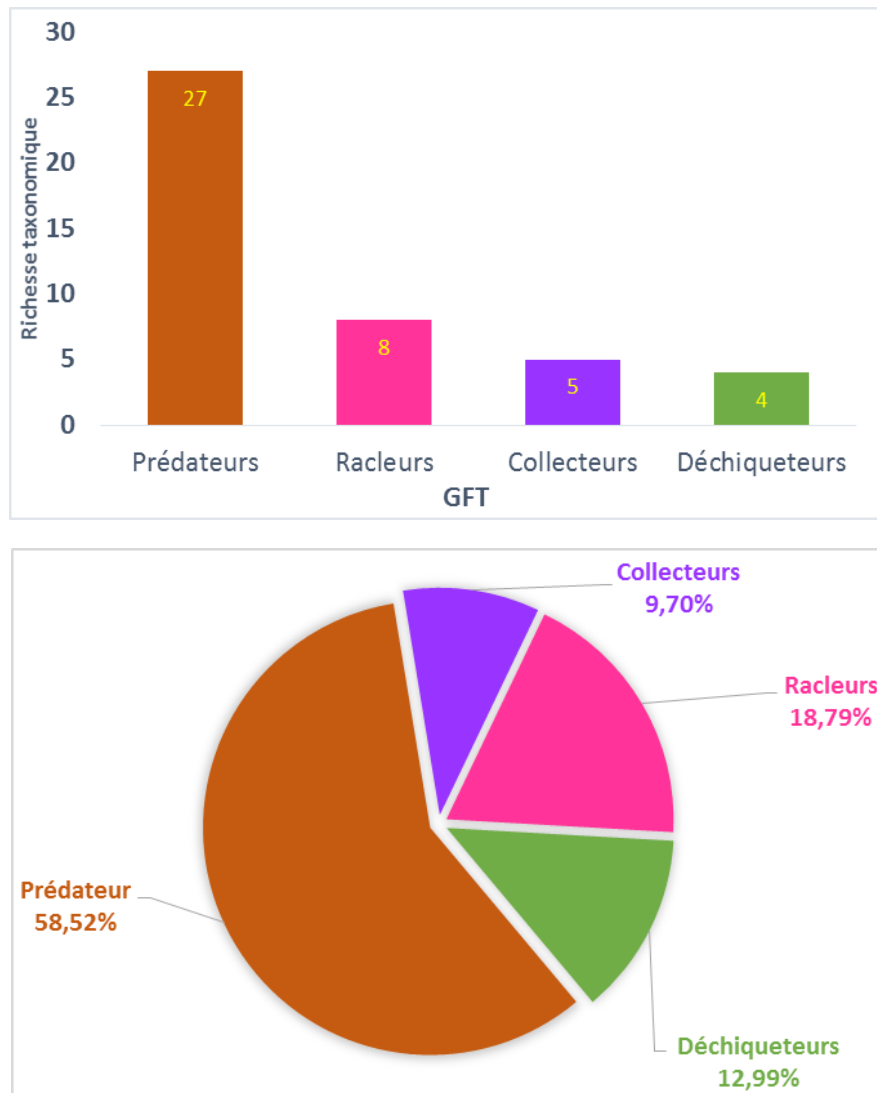


Figure II. 17. Richesse taxonomique et abondance relative des Groupes fonctionnels

L'importance relative des différents groupes fonctionnels variait considérablement selon les deux régions étudiées (figure II.5). Dans certaines stations (notamment LMB, KON et WN du bassin du Milo) les déchiquiteurs sont totalement absents. Les prédateurs y sont les plus abondants, suivis des collecteurs et des racleurs. Dans les autres stations (DN, SBR) on note la présence des déchiquiteurs, mais avec de faibles abondances relatives sauf à DJS où ils constituent 23% des abondances. Dans les stations du Ziama (NL, FAM, KOM, WH et VRE), les déchiquiteurs dominaient les effectifs.

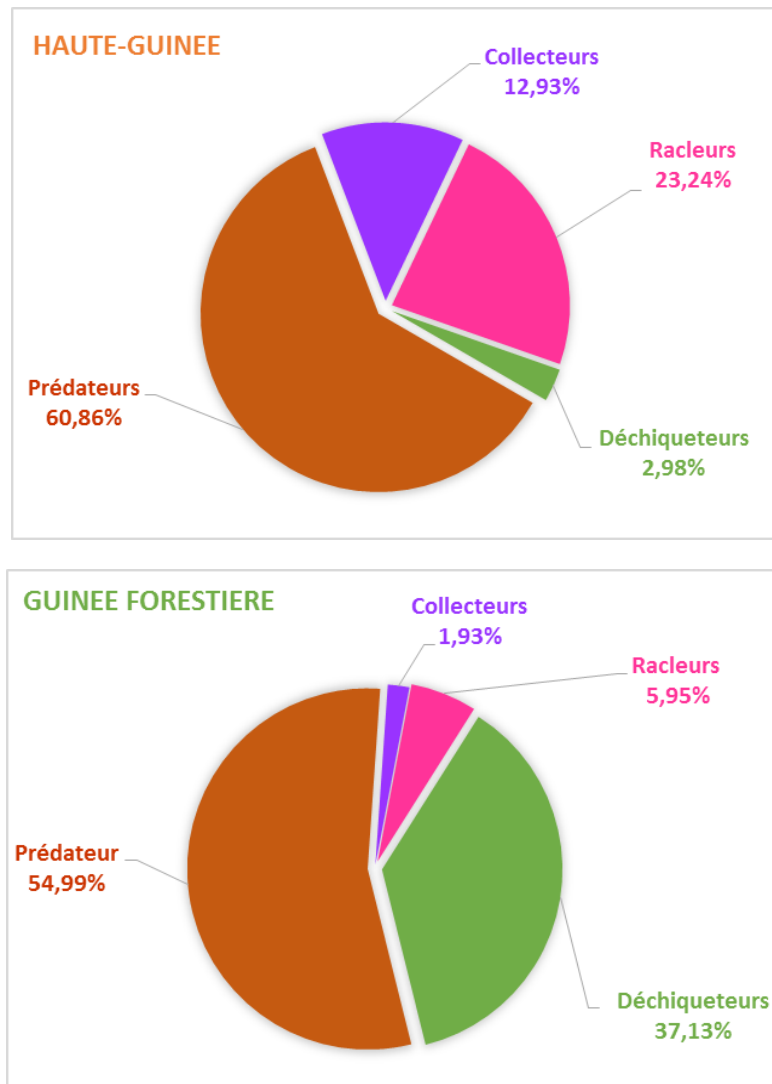


Figure II. 18. Distributions générale des groupes fonctionnels dans les deux zones d'étude

Prédateurs

Cette catégorie incluait tous les macroinvertébrés qui sont adaptés spécifiquement à la capture de proies vivantes (d'autres invertébrés et parfois de petits vertébrés comme des alevins). Leurs pièces buccales sont en général très robustes. Ils chassent, piquent, sucent leurs proies. Les prédateurs sont représentés dans notre étude par toutes les Odonates, les Hétéroptères (sauf Corixidae), les Coléoptères (Dytiscidae, Gyrinidae), les Hirudidae (Sangsues) et les Plécoptères (Perlidae), ils sont présents dans toutes nos stations même si leur abondance varie en fonction de celles-ci (figure II.6)

Racleurs

Ces animaux sont végétariens, ils raclent ou brossent le périphyton ainsi que les éléments minéraux et organiques associés. Ils sont représentés par les Coléoptères (Helodidae, Hydrophilidae, Hydraenidae, Haliplidae, Elmidae) et les Mollusques (Planorbiidae). Ils abondent les zones à végétation importante et relativement calmes.

Déchiqueteurs

Ils se nourrissent de plantes vasculaires vivantes (bryophytes, macrophytes) et de matière organique de grosse taille (MOGP). Ils sont équipés de pièces buccales particulières leur permettant de découper et broyer. Les déchiqueteurs sont peu diversifiés dans notre étude. Ils sont représentés par les crustacés Asellidae, Atyidae et Potamonautidae. Les déchiqueteurs sont particulièrement abondants dans les stations de la zone forestière.

Collecteurs

Les invertébrés appartenant à ce groupe récoltent des particules fines (MOFP) qui dérivent dans la colonne d'eau. Ils sont représentés dans le présent travail par les diptères de la famille des Chironomidae (*Chironomus*), des larves d'Ephéméroptères (*Baetis* et *Adenophlebia*), des Mollusques Sphaeriidae (*Sphaerium*) et des Oligochètes. Les Chironomidae constituaient l'essentiel de leur abondance. Les collecteurs sont moins abondants dans les stations de Guinée Forestière.



Figure II.19. Distribution des groupes fonctionnels dans les stations

Discussion

Nos cours d'eau du Ziama et du bassin du Milo présentent une richesse taxonomique de 45 taxons répartis dans cinq grands groupes zoologiques : les Insectes (35 taxons soit 77,8%), les Crustacés (4 taxons soit 8,9%), les Mollusques (3 taxons, 6,7%), les Vers (2 taxons, 4,4%) et les Arachnides (1 taxon soit 2,2%).

La composition faunistique de la macrofaune benthique des cours d'eau étudiés correspond en général à celle des eaux douces africaines (Durand et Lévêque, 1980, 1981) et en particulier d'Afrique Occidentale (Cumberlidge, 2006 ; Cumberlidge & Huguet, 2003 ; Diomandé & Gourène, 2005 ; Diomandé, 2005 ; Diomandé et al. 2009 ; N'Zi et al. 2008 ; Sarr et al. 2011 ; Yapo et al. 2012 ; Sanogo et Kabré, 2014 ; Sanogo et al. 2014). (Sanogo, S., Kabré, A.J.T. et Cecchi, 2014)

Dans la présente étude, les insectes constituent l'essentiel de la faune benthique comme cela avait déjà été relevé par Durand et Lévêque (1981) et mentionné dans le rapport sur la monographie nationale de la diversité biologique (Conakry, 2004) et dans d'autres travaux (Diomandé et al, 2009 ; Diomandé & Gourène, 2005 ; Gnohossou, 2006 ; Sanogo et Kabré, 2014). Parmi les insectes, les coléoptères et les hétéroptères sont les mieux représentés. Ceci rejoint les résultats d'autres travaux (Yapo et al. 2012). L'abondance des coléoptères était plus forte dans les stations de plaine (bassin du Milo, altitude moyenne : 346 m) où elle atteignait plus de 64% des effectifs. Ces stations ont en général un substrat à granulométrie moyenne à fine constitué de sables et de limon. Les coléoptères sont moins abondants dans les stations de la zone forestière (13,9%) qui sont caractérisées par un substrat majoritairement constitué de pierre, gravier et sable. Les coléoptères constituent un groupe très diversifié et écologiquement hétérogène pouvant s'adapter à tout type de biotope et d'habitat (Forge, 1981). Les facteurs qui influent favorablement sur la répartition des éléments de ce groupe sont entre autres la végétation immergée, le substrat à granulométrie fine, la température de l'eau et les potentialités trophiques (Lounaci, 1987 ; Mebarki, 2001).

Après les coléoptères, les hétéroptères constituent le deuxième groupe le plus diversifié dans ce travail. Bien qu'ils soient avant tout des insectes d'eau stagnante (Yapo et al, 2012), ils sont présents dans presque toutes nos stations notamment en zone forestière (21,30% de la faune). Poisson (1957) avait déjà signalé le pouvoir de colonisation des taxons de ce groupe, peuplant les habitats et biotopes variés : mares, marécages, ruisseaux et rivières, et rives des cours d'eau.

Dans ce travail, les Odonates sont assez diversifiés (6 familles, 7 genres). En effet, la densité et la diversité des Odonates sont sous l'action combinée du couvert végétal, du courant modéré et du substrat grossier, ou celle des macrophytes de bordure d'un courant lent et d'un substrat meuble (Moubayed, 1986). L'abondance de ces organismes dans les stations d'étude varie. Ils sont numériquement plus importants dans les stations de la forêt (17,78%). Ces

dernières sont en général bordées d'arbres et leur substrat est de type grossier. Les Odonates étant des prédateurs à tous les stades de leur vie (Testard, 1981), leur diversité et abondance dans un milieu sont un indicateur de la richesse en faune aquatique de ce milieu. Les communautés d'invertébrés récoltés pendant notre étude, étaient aussi composées de Diptères et d'Ephéméroptères. Ces deux groupes étaient peu diversifiés (2 familles, 2 genres chacun). Les diptères étaient essentiellement représentés par la famille des Chironomidae et seulement récoltés dans les stations de plaine (bassin du Milo). Par ailleurs, nous n'avons pas rencontré certains taxons dans les stations du bassin du Milo ; c'est le cas par exemple de *Neoperla* (Plécoptère Perlidae) que nous avons récolté dans deux stations de la Guinée Forestière à plus de 600 m d'altitude. Son absence pourrait s'expliquer par le fait qu'il soit adapté aux eaux lotiques. Dans ces milieux, il affectionne particulièrement les zones fortement oxygénées, à couvert végétal dense et à écoulement vif, caractérisées par un substrat à dominance de gros galets et températures basses (Déjoux, 1981). Ce taxon, est absent des eaux lenticques (Diomandé & Gourène, 2005). En Afrique du nord, la présence des Perlidae est liée aux grands massifs montagneux (Haouchine, 2011). On note également dans le présent travail une faible présence des crustacés, en général représentés par les Atyidae du genre *Caridina* dans les stations du bassin du Milo. Ceci paraît être une caractéristique générale de ces milieux. Dans une autre étude conduite par moi-même dans le cadre de mon master 2, dans un affluent de la même rivière, le Dèbèkoron, les crustacés étaient parmi les groupes les plus rares collectés. Ce phénomène s'expliquerait par les exigences écologiques de ce groupe. Nos petits cours d'eau de plaine (Haute Guinée) connaissent dans leur ensemble des épisodes d'assèchement pendant une période de l'année (en général entre les mois de décembre et juin), ce qui limiterait le développement de ces organismes dans ces milieux.

Par ailleurs, un taxon nouveau a été récolté ; il s'agit d'*Asellus*, un crustacé isopode de la famille des Asellidae. Aucune mention n'a été faite sur ce groupe dans les travaux de Durand et Lévêque (1980) en Afrique au sud du Sahara. En effet, les Asellidae occupent des habitats plutôt lenticques et abondent dans les lacs de barrages mais peuvent être entraînés en dérive dans les cours d'eau (Tachet et al. 2006). Ils sont aussi trouvés fréquemment dans les petites et surtout les grandes rivières en région tempérée. *Asellus* a été rencontré à la station DN (HG) située en aval d'un pont dans les habitats à dominance organique (feuilles mortes).

Nos résultats révèlent une diversité taxonomique non négligeable. L'indice de diversité de Shannon était plus élevé (2,67) à la station VRE, cela sous entend une richesse taxonomique élevée. L'équitabilité au niveau de cette station est de 0,68. Les plus faibles indice de diversité ($H' = 1,23$) et d'équitabilité (0,44) ont été enregistrés à la station NL.

Les groupes fonctionnels trophiques

Les informations sur les réseaux trophiques et l'écologie alimentaire des invertébrés des cours d'eau tropicaux d'Afrique sont rares. Les quelques travaux de référence sont concernant le Kenya (Dobson et al. 2002 ; Masese et al. 2014). L'assignation des macroinvertébrés à des

groupes fonctionnels trophiques dans la présente étude a permis d'identifier les différences dans la composition fonctionnelle des communautés de macroinvertébrés. Globalement, les prédateurs étaient les plus diversifiés. La proportion des différents groupes trophiques, en termes du nombre de taxons variait entre les stations étudiées. Ceci met en évidence le rôle prépondérant de l'environnement abiotique dans la structuration des communautés. Les invertébrés identifiés dans nos stations sont repartis dans quatre groupes fonctionnels trophiques, les prédateurs, les racleurs, les collecteurs et les déchiqueteurs. Les prédateurs étaient les plus diversifiés et aussi les plus abondants (61,3 % de la richesse taxonomique et 58,5% de l'abondance de la faune totale). Ces résultats sont comparables à ceux trouvés par d'autres chercheurs en milieu tropical avec 39% (Cheshire et al., 2005) et 25% (Thompson & Townsend, 2000) de la diversité spécifique. Au Kenya, Masese et al. (2014) ont trouvé que, des 86 taxons identifiés dans leur étude, 44 étaient des prédateurs (soit plus de 50% de la richesse taxonomique) et étaient dominants dans tous les sites. Les prédateurs dans notre étude étaient présents dans toutes les stations, en cohérence avec les observations de ces auteurs.

Les racleurs constituent le deuxième groupe le mieux diversifié après les prédateurs (18,18% de la richesse taxonomique globale). Ils sont davantage communs dans les stations du Milo. Nos résultats rejoignent ceux de Masese et al. (2014), où les racleurs étaient abondants dans leur site à canopée ouverte (moins de 50 %). En effet, ces organismes se nourrissent d'une grande variété de ressources, incluant les algues attachées aux roches ainsi que de biofilm benthique qui est composé de bactéries, champignons, algues et de leur matrice de polysaccharides qui recouvrent les substrats (Lock et al. 1984). Une bonne présence de ce groupe indique que ces cours d'eau, bien que partiellement boisés, reçoivent une quantité importante de lumière permettant le développement de producteurs primaires. Les caractéristiques environnementales de la région d'étude (Haute-Guinée) ainsi que celles de nos stations étudiées illustrent bien ce fait. A l'inverse, ces facteurs expliquent en partie leur faible abondance dans les stations du Ziama. Ces dernières ont une végétation riveraine très dense limitant la pénétration des rayons solaires, condition nécessaire au développement de producteurs primaires.

Dans le présent travail, les déchiqueteurs sont les moins diversifiés. Ils forment 9 % de la richesse taxonomique globale avec 13 % d'abondance relative. Ce résultat est très différent de ceux trouvés par Dobson et al. (2002) et Thompson & Townsend (2000). Dans notre étude, les déchiqueteurs sont présents dans les stations du Ziama et dans certaines du bassin du Milo à couverture végétale importante comme l'avaient déjà constaté Masese et al. (2014). En effet, les déchiqueteurs se nourrissant de la matière végétale morte provenant de la ripisylve, leur densité et leur abondance sont étroitement dépendantes de la disponibilité de cette ressource. Des études en rivière supposent que la densité de déchiqueteurs est contrôlée par la disponibilité en matière organique (Winterbourn, 1995). Par leur activité de consommation,

ils participent à la dégradation de la matière organique allochtone particulière grossière (MOPG) en fine particule (MOPF) utilisable par d'autres consommateurs tels les collecteurs.

Les collecteurs, représentent 11 % de la diversité taxonomique totale et étaient peu abondants (9, 70% des effectifs). Les collecteurs se nourrissent des fines particules (MOPF) générées par la décomposition des MOPG par les microorganismes, macroinvertébrés et les phénomènes d'abrasion physique (Allan, 1995). Les collecteurs, dans les ruisseaux ont tendance à être plus fréquents dans les zones de faible courant où les particules fines sont abondantes (Ramírez & Pablo, 2014). Nos observations vont dans le même sens puisque des plus fortes abondances de ce groupe ont été relevées dans les stations de plaine. De même, les collecteurs étaient trouvés en abondance dans un site à faible couverture végétale, au Kenya (Masese et al. 2014).

Conclusion

Cette étude est le tout premier inventaire sur les macroinvertébrés benthiques des deux écosystèmes étudiés. Elle a permis, au cours d'une seule campagne de prélèvement, de recenser 1956 individus répartis dans 11 ordre/classes, 36 familles et 45 genres, récoltés dans les stations localisées dans les régions de Haute Guinée et Guinée Forestière, situées entre 350 m et 640 m d'altitude. Si nos deux zones d'étude (HG et GF) montrent une certaine similarité en termes de diversité taxonomique, elles diffèrent toutefois sur certains aspects. Par exemple, les crustacés sont plus abondants en Guinée Forestière qu'en Haute-Guinée, tout comme les déchiqueteurs. Au contraire, les racleurs dominent en Haute-Guinée.

De l'analyse de la faune récoltée, un taxon nouveau a été trouvé, *Asellus* (crustacé isopode de la famille des Asellidae).

Il est clair que la liste des taxons identifiés au cours de cette thèse est loin d'être exhaustive et qu'un échantillonnage plus poussé serait nécessaire.

Chapitre III. Introduction à l'étude des hyphomycètes aquatiques de Guinée

Introduction

Les hyphomycètes aquatiques ou champignons Ingoldiens ont été découverts pour la première fois en 1942 par C. T. Ingold dans un cours d'eau en Angleterre, sur des feuilles submergées d'*Alnus glutinosa*. C'est à l'honneur de ce « père » qu'ils doivent leur nom de champignons Ingoldiens. Dans ce premier rapport, il décrit 16 espèces de champignons marquant le début de l'industrie mycologique (Ainsworth, 1976). Plus tard, plus de 150 espèces étaient décrites (Webster & Descals, 1981). Récemment, environ 300 espèces de champignons Ingoldiens (Ascomycètes) ont été listées (Wong et al. 1998 ; Shearer et al. 2007) essentiellement originaires de régions tempérées (Goh, 1997).

1. Biologie

Les hyphomycètes aquatiques sont des champignons mitosporiques qui vivent et sporulent sous l'eau (Bärlocher, 1992b ; Ingold, 1942). Ce sont des « champignons imparfaits » dont une seule petite partie présente des formes connues de reproduction sexuée. Il ne s'agit donc pas d'un groupe naturel, mais d'un ensemble très artificiel de champignons appartenant à divers embranchements et classes. Ce sont en général des formes aquatiques d'Ascomycètes, plus rarement de Basidiomycètes (Bärlocher, 2009). Ils sont connus comme « hyphomycètes d'eau douce » (Nilsson, 1964), « hyphomycètes amphibies » (Michaelides & Kendrick 1978) ou « champignons Ingoldiens » (Webster & Descals, 1981). La phase anamorphe de leur cycle biologique se déroule sur les feuilles mortes provenant des rives et tombées à l'eau (Bärlocher, 1982 ; Chauvet, 1992).

Ils produisent des conidies en majorité de forme tetraradiée (essentiellement avec quatre bras divergents) ou sigmoïde (allongées, vermiformes, généralement courbée dans plus d'un plan). Certaines sont de forme globuleuse, plus classique chez les champignons.

2. Habitat

Les hyphomycètes aquatiques sont distribués à travers le monde entier dans les eaux continentales, principalement courantes, mais aussi dans les milieux lenticques: mares, lacs, étangs, marais (Suzuki & Nimura, 1961). Certaines espèces ont été trouvées dans les milieux marins (Kohlmeyer, 1984; Michael et al, 2005), estuariens (Jones, 2011) ainsi que de mangrove (Hyde & Jones, 1988 ; Newell & Fell 1994). Des espèces d'hyphomycètes ont été trouvées dans l'eau interstitielle (zone hyporhéique) des sédiments des cours d'eau (Cornut et al.2010). Ils ont été régulièrement observés dans des environnements autres que leur habitat préférentiel : dans les niches terrestres telles que les zones riveraines, la rosée, les eaux de la canopée et les trous d'arbres. D'autres sont des endophytes de racines et de feuilles de plantes (pour une revue voir Chauvet et al. 2016)

3. Ecologie

Les hyphomycètes aquatiques sont connus pour leur adaptation à la colonisation des feuilles dans les ruisseau (Ingold, 1975 ; Ingold, 1956 ; Shearer & Webster, 1985). Ils produisent de très nombreuses conidies qui sont des éléments de multiplication végétative, libérées dans la colonne d'eau et emportées par le courant vers l'aval ; elles ont une morphologie typiquement adaptée au transport, à la sédimentation et à une germination rapide sur des substrats submergés dans les rivières. Les exigences initiales de colonisation d'un nouveau substrat sont la formation et la libération de conidies par la colonie-mère. La répartition des espèces et la composition des communautés fongiques sont surtout influencées par la température et la qualité de l'eau (Raviraja et al. 1998 ; Gulis et al, 2004) mais probablement aussi par d'autres facteurs tels que l'altitude (Fabre, 1998), la nature de la végétation riveraine (Bärlocher & Graça, 2002 ; Laitung & Chauvet, 2005 ; Lecerf, 2005) et la qualité des litières auxquelles elles sont associées (Gessner et al, 1993 ; Mathuriau & Chauvet, 2002 ; Nikolcheva & Bärlocher, 2005b).

4. Rôle de décomposeurs

Il est reconnu depuis fort longtemps que les champignons aquatiques jouent un rôle intermédiaire vital dans le flux énergétique des écosystèmes aquatiques (Hering, 1965 ; Kaushik et Hynes, 1971 ; Bärlocher & Kendrick, 1974 ; Webster & Descals, 1981 ; Chauvet & Mercé, 1988), en particulier dans les cours d'eau de tête de bassin. Ces derniers constituent des systèmes hétérotrophes. En effet, la canopée généralement bien développée de la végétation riveraine constitue une source d'ombrage non propice au développement de producteurs primaires et à l'autotrophie (Cummins, 1975 ; Vannote et al, 1980). Les flux d'énergie dans ces écosystèmes d'eau douce sont largement dépendants des apports allochtones, lesquels sont en majorité constitués des litières de feuilles provenant de l'environnement terrestre adjacent (Bärlocher & Kendrick, 1976). Ces litières, une fois dans le cours d'eau, sont colonisées par des conidies d'hyphomycètes aquatiques libérées dans la colonne d'eau et dispersées par le courant. Les hyphomycètes aquatiques sont responsables de la dégradation des feuilles de litières dans les cours d'eau (Suberkropp, 1998), les rendant plus palatables et plus nutritives pour les macroinvertébrés déchetteurs (Bärlocher, 1992b). Ils sont donc intimement impliqués dans le flux de l'énergie dans les cours d'eau. Leur biomasse atteint ou dépasse 10-15% de la biomasse détritique totale (Gessner & Chauvet, 1994) et 90% de la biomasse microbienne (Baldy et al, 1995) Les hyphomycètes aquatiques sont capables de produire une large variété d'enzymes spécifiques agissant sur les polysaccharides des feuilles (Suberkropp, 1991a) et d'autres composés foliaires, conduisant à la macération des litières et fournissant ainsi de l'énergie accessible aux communautés de déchetteurs, mais libérant également de la matière organique en fines particules utilisables par les invertébrés collecteurs et filtreurs.

5. Biogéographie

Le document produit par Ingold (1942) a été suivi par de nombreuses investigations sur les hyphomycètes aquatiques provenant de toutes les régions du monde : Nilsson (1962, 1964), Ingold (1973, 1974) en Suède ; Ranzoni (1953) en Amérique du Nord ; en Jamaïque ; Nilsson (1962b) au Vénézuëla ; Cowling et Waid (1963) en Australie ; Tubaki (1957, 1965) en Nouvelle-Guinée et au Japon , Marvanová & Marvan (1969) au Cuba ; Iqbal (1971) en Inde. La distribution des hyphomycètes aquatiques et leur rôle dans la nature ont été des sujets de recherche durant ces dernières années et cet intérêt croissant a conduit à une intensification de travaux d'inventaire sur les hyphomycètes aquatiques par exemple Chauvet (1991, 1992), Descals & Chauvet (1992), Webster et al. (1994) ; Descals et Moya (1996) , Descals et al. (1995) ; Marvanová (1997), Santos-Flores & Betancourt-López (1997).

Les données existantes sur les hyphomycètes aquatiques tropicaux concernent l'Amérique, l'Asie et aussi l'Australie. A titre d'exemples, nous citerons : Goos (1978), Ranzoni, (1979) et Anastasiou (1963) à Hawaï ; Hudson & Ingold (1960) en Jamaïque ; Nilsson (1962) au Vénézuëla , Cowling et Waid (1963) en Australie, Tubaki (1957, 1958, 1960, 1965) en Nouvelle-Guinée et au Japon, Iqbal (1971) et Shridar & Kaveriappa (1992.) en Inde, Chan et al. (2000) et Tsui et al. (2000) à Hong Kong, Sivichai et al. (1998) en Thaïlande.

En Afrique, les premiers travaux sur les hyphomycètes aquatiques sont d'Ingold (1956) et d'Alasoadura (1968) au Nigeria ; Ingold (1958) en Ouganda et Rhodésie ; Le'-John (1965) en Sierra Léone ; Dixon (1959) au Ghana ; Greathead (1961), Sinclair & Eicker (1983), Webster et al. (1994), Hyde et al. (1998) en Afrique du Sud ; Chergui (1990), Maamri et al. (1998) au Maroc ; Chen et al. (2000) au Cameroun ; Fisher & Spooner (1987) au Malawi.

A la vue de nombreuses études sur les hyphomycètes aquatiques, il ressort que les zones tempérées ont reçu beaucoup plus d'attention, les zones tropicales étant très peu explorées. Les données sur l'occurrence des hyphomycètes aquatiques sont rares en Afrique et inexistantes en Guinée, qui pour l'Afrique de l'ouest possède pourtant une diversité écosystémique remarquable.

L'objectif de cette partie de la thèse est la contribution à la connaissance des hyphomycètes aquatiques de Guinée, jusque-là méconnus.

Diversité des hyphomycètes aquatiques de quelques cours d'eau guinéens

Ce travail est à notre connaissance, le tout premier sur l'étude des hyphomycètes aquatiques en République de Guinée. Les résultats de la présente étude de diversité se fondent sur une seule campagne de prélèvement réalisée dans cinq petits cours d'eau de Ziamas (Guinée

Forestière) et cinq autres dans le bassin de la rivière Milo (Haute- Guinée). Par conséquent, cette étude n'est qu'une introduction à l'étude des hyphomycètes aquatiques de Guinée

1. Sites et méthodes

Les différents sites sont décrits au chapitre I. Par région d'étude, quatre rivières furent choisies. L'échantillonnage a été réalisé en juin 2014 en Guinée Forestière et juillet 2015 en Haute Guinée, au cours d'une seule campagne de prélèvement. Nous avons procédé au prélèvement d'écumes dans 3 rivières, Boutroun (GBT) en Haute-Guinée, Facély mara (FAM) et Noulava (NL) en Guinée Forestière. Les écumes sont récoltées à l'aide d'une petite passoire et mis dans les flacons avec ajout d'un conservateur, le F.A.A (formol alcool, acide acétique) et transportés au laboratoire pour examen ultérieur.

Ensuite, nous avons fait des filtrations d'eau dans les rivières : Limbo (LMB), Kounankoro (KON), Boutroun (GBT) et Djodon (DJD) en Haute-Guinée ; Facély mara (FAM), Noulava (NL), Koimoloda (KOM) et Woh (WH) en Guinée Forestière sur des membranes filtres (Wattman, 5 µm de porosité) avec une pompe à vide. L'identification étant basée sur la morphologie des conidies, nous avons utilisé les travaux d'Ingold (1958), Webster & Descals (1981) et Chauvet (1990) ainsi que d'autres articles spécialisés.

2. Résultats et Discussion

A partir des échantillons d'eau prélevés dans les courants d'eau et des écumes, un total de 15 espèces ont été identifiées dans les sites de Haute-Guinée et 26 dans ceux de la Guinée Forestière. Les assemblages étaient dominés par des espèces connues pour leur distribution tropicale (certaines ayant une distribution cosmopolite) et ayant été déjà observées en Afrique de l'Ouest. Ce sont : *Anguillospora longissima*, *Arbusculina irregularis*, *Articulospora tetracladia*, *Campylospora chaetocladia*, *Clavariopsis aquatica*, *Flabellospora verticillata*, *Isthmotricladia gombakiensis*, *Lunulospora curvula*, *Phalangispora constricta*, *Triscelophorus monosporus*, *Trisulcosporium acerinum* et *Varicosporium elodeae*. Les espèces telles que *Beltrania rhombica*, *Campylospora chaetocladia*, *Clavariopsis aquatica*, *Clavariopsis brachycladia*, *Lunulospora cymbiformis*, *Lunulospora curvula*, *Triscelophorus acuminatus* et *Triscelophorus monosporus* étaient les plus abondantes et régulièrement trouvées à tous les sites ; d'autres comme *Anguillospora longissima*, *Arbusculina irregularis*, *Camposporium pellucidum*, *Clavariana aquatica*, *Campylospora filicladia* et *Lateriramulosa uni-inflata* apparaissaient moins abondantes.

Certaines ont été seulement rencontrées dans les sites de la Guinée Forestière : *Articulospora tetracladia*, *Flabellospora acuminata*, *Flabellospora verticillata*, *Isthmotricladia gombakiensis*, *Phalangispora constricta*, *Trifurcospora irregularis*, *Trisulcosporium acerinum* *Varicosporium elodeae*, *Varicosporium tricladiiforme* et *Varicosporium sp.* Les sites de Guinée forestière

comptaient le plus grand nombre d'espèces. La diversité était plus grande dans les écumes que dans les échantillons d'eau filtrée.

Des 29 espèces recensées, 8 apparaissent nouvelles pour l'Afrique : *Beltrania rhombica*, *Campylospora filicladia*, *Clavariana aquatica*, *Clavariopsis brachycladia*, *Flabellospora acuminata*, *Helicomyces colligatus*, *Trifurcospora irregularis* et *Variocladium giganteum*. La liste des espèces d'hyphomycètes aquatiques observées dans les stations d'étude est donnée au tableau III.1 et les illustrations des spores sont présentées à la figure III.1 et 2.

***Anguillospora longissima?* (Sacc. and Sydow) Ingold**

C'est l'espèce la plus répandue du genre *Anguillospora* (Chauvet, 1990). Elle a été observée dans des biotopes variés (lacs, étangs, milieu terrestre) et sur des substrats divers (Ranzoni, 1953; Nilsson, 1964 ; Webster & Descals, 1981) *in* (Chauvet, 1990). Espèce à distribution mondiale (milieux tempérés et tropicaux), *A. longissima*, antérieurement signalée dans certaines régions d'Afrique en Sierra Leone (Le'-John, 1965) en Ouganda (Ingold, 1958), au Maroc (Chergui, 1990b), au Cameroun (Chen et al, 2000) est très commune dans nos sites étudiés.

***Articulospora tetracladia* Ingold**

Cosmopolite, ce champignon est largement répandu dans les eaux des régions tempérées et tropicales (Chan et al., 2000 à Hong Kong) ; au Brésil (Schoenlein-Crusius & Grandi, 2003). En Afrique, *A. tetracladia* a été observé au Nigeria (Alasoadura, 1968). Dans nos collections, il apparaît comme espèce rare.

***Beltrania rhombica* Penzig**

Considérée comme un champignon 'terrestre', il est communément rencontré dans des échantillons d'écume en milieu tropical (Nawawi, (1985) ; Thomas (1996) ; Chan et al. (2000) ; Sakayaroj et al. (2005). *Beltrania rhombica* est particulièrement abondant dans nos sites. Ce champignon n'avait encore jamais été observé en Afrique.

***Campylospora chaetocladia* Ranzoni**

Espèce à distribution mondiale, très commune dans les tropiques, *C. chaetocladia* fait partie de la mycoflore aquatique de l'Afrique de l'ouest où elle a été trouvée en abondance dans les écumes et dans la colonne d'eau, au Nigeria (Ingold, 1959; Alasoadura, 1968), au Ghana (Dixon, 1959), en Sierra Leone (Le'-John, 1965). *Campylospora chaetocladia* a été aussi observée en Ouganda et Rhodésie (Ingold, 1958) et au Cameroun (Chen et al. 2000). *Campylospora chaetocladia* est l'une des espèces les plus abondantes dans les cours d'eau étudiés.

***Campylospora filicladia* Nawawi**

Les conidies de ce champignon ont été observées dans certaines régions spécifiques du monde (Chauvet, 1991 ; Santos-Flores & Betancourt-López, 1997 ; Sridhar & Kaveriappa, 1992). Observé dans les échantillons d'eau filtrée de nos stations de forêt, *Campylospora filicladia* apparaît comme espèce rare.

***Camposporium pellucidum* (Grove) Hughes**

Très peu commune dans nos sites, cette espèce a été trouvée dans certaines régions tropicales telles que l'Inde (Rajashekhar & Kaveriappa, 2003) et le Brésil (Schoenlein-Crusius, 2003 ; Fernandes et al. 2009) mais aussi en milieu tempéré (Chauvet, 1990). *Camposporium pellucidum* a été signalée en Egypte (El-Hissy et al. 1992).

***Camposporium antennatum* Harkness**

Ce champignon avait déjà été observé Afrique de l'ouest, au Nigeria par Ingold (1959 cf. figure 2E) et au Ghana par Dixon (1959) où il apparaissait comme espèce inconnue à l'époque. Rencontré seulement dans une des rivières de Guinée Forestière, *Camposporium antennatum* n'est pas commune en Guinée.

***Clavariana aquatica* Nawawi**

Champignon aquatique ayant une distribution restreinte aux zones tropicales, elle est connue de Hong Kong (Chan et al. 2000) et d'Inde (K. Sridhar & Kaveriappa, 1992a). Faiblement représenté dans nos échantillons, *Clavariana aquatica* est une espèce nouvelle pour l'Afrique.

***Clavariopsis aquatica* De Wildeman**

Cosmopolite, elle a une aire de distribution très vaste couvrant le monde entier (Webster & Descals, 1981). *Clavariopsis aquatica* est abondante dans la colonne d'eau et sur les feuilles en décomposition dans l'eau dans beaucoup de régions par exemple au sud-ouest de la France (Chauvet, 1990), Hong Kong (Chan et al. 2000). Observé pour la première fois en Afrique par Ingold (1958) en Ouganda et en Rhodésie et très récemment au Cameroun (Chen et al. 2000), *Clavariopsis aquatica* apparaît comme espèce rare au Maroc (Chergui, 1990). Dans nos cours d'eau, *C. aquatica* est très commune.

***Clavariopsis brachycladia* Tubaki**

Trouvé pour la première fois par Tubaki (1957) sur des feuilles d'*Acer sp* en décomposition dans l'eau. *C. brachycladia* a été signalé en Pologne par Czeżuga & Orłowska (1994) mais aussi dans d'autres régions comme Hong Kong (Chan et al., 2000) et l'Inde (Sridhar & Kaveriappa, 1992). Sa présence en Afrique n'avait pas encore été signalée. Dans nos cours d'eau, *C. brachycladia* est moins abondantes dans les écumes et dans la colonne d'eau, mais très abondante sur les feuilles en décomposition (voir chapitre IV et V de la thèse).

***Flabellospora verticillata* Alasoadura**

Décrite pour la première fois par Alasoadura au Nigeria (1968), cette espèce a une distribution tropicale incluant l'Inde (Sridhar & Kaveriappa, 1992), Thaïlande (Sakayaroj et al. 2005), Hong Kong (Chan et al. 2000) et l'Afrique du sud (Sinclair & Eicker, 1983). Observé dans beaucoup de pays africains comme espèce alors non identifiée au Nigéria (Ingold, 1956, 1959), en Sierra Léone (Le'-John, 1965), au Ghana (Dixon, 1959). *Flabellospora verticillata* apparaît peu abondante dans nos sites.

***Flabellospora acuminata* Descals**

Décrite par Descals (1978), *Flabellospora acuminata* peut être considérée comme espèce rare dans nos cours d'eau où elle apparaît sporadiquement dans quelques échantillons. *F. acuminata* a été signalé dans beaucoup de régions tempérées (Webster & Descals, 1981 ; Chauvet, 1990). Bien que signalée à Hong Kong (Chan et al. 2000), elle semble avoir une distribution essentiellement tempérée.

***Helicomyces colligatus* Moore**

Ce champignon est commun dans nos sites, notamment de Haute- Guinée (bassin du Milo). Elle est connue d'autres régions tropicales (Chan et al. 2000). Notre signalement sur cette espèce est nouveau pour l'Afrique.

***Helicomyces torquatus* Lane et Shearer**

Plus abondante que l'espèce précédente, dans les écumes et colonne d'eau, *Helicomyces torquatus* a été observée au Cameroun (notée comme *Helicomyces sp.* par Sinclair & Eicker, 1983) et à Hong Kong (Chan et al. 2000).

***Isthmotricladia gombakiensis* Nawawi**

Cette espèce avait figuré dans les collections d'Ingold au Nigeria, où elle apparaissait comme non identifiée (Ingold, 1959 figure 3A) et au Ghana (Dixon, 1959). *Isthmotricladia gombakiensis* est rare dans nos stations puisqu'il n'a été trouvé que dans un site de Guinée Forestière.

***Lateriramulosa uni-inflata* Matsushima**

Considérée comme un champignon terrestre entraîné dans l'eau par les eaux de pluie (Marvanová, 1973), est souvent observé dans les écumes des cours d'eau. *Lateriramulosa uni-inflata* est présente dans nos collections avec de très faible fréquence, et souvent en de petit nombre. En Afrique, elle a été signalée pour la première fois en Afrique du sud (Sinclair & Eicker, 1983).

***Lemonniera centrosphaera* Marvanová**

Très répandue en milieu tempéré (e.g. Chauvet, 1991a), cette espèce a été trouvée dans les échantillons d'eau filtrée de Guinée Forestière. Elle est nouvelle pour l'Afrique.

***Lunulospora curvula* Ingold**

Espèce distribuée à travers le monde entier, *Lunulospora curvula* est très commune dans nos sites. Elle a été observée en Afrique pour la première fois par Ingold (Ingold, 1958) en Ouganda dans les écumes et sur les feuilles en décomposition dans l'eau. Elle a aussi été signalée en Sierra Léone (Le'-John, 1965) et plus tard au Maroc (Chergui, 1990) où elle figurait comme espèce rare. Il est à noter également que *Lunulospora curvula* était trouvé très abondant sur les litières en décomposition dans les rivières de Guinée (voir chapitre IV).

***Lunulospora cymbiformis* Miura**

Ce champignon a été décrit par Miura (1972) au Japon. *Lunulospora cymbiformis* est très abondante dans nos cours d'eau. Il est présent à la fois dans les écumes, la colonne d'eau dans tous les sites et est nettement l'espèce la plus dominante sur les litières en décomposition dans ces rivières guinéennes. Ce champignon aquatique est connu de beaucoup de régions tropicales du monde : Inde (Sridhar & Kaveriappa, 1992), Thaïlande (Sakayaroj et al. 2005), à Hong Kong (Chan et al. 2000) ; au Brésil (Schoenlein-Crusius & Grandi, 2003). En Afrique, elle a été trouvée pour la première fois en Afrique du sud (Sinclair & Eicker, 1983) et a été ensuite signalé au Cameroun (Chen et al. 2000). *Lunulospora cymbiformis* a probablement une distribution restreinte au milieu tropical.

***Phalangispora constricta* Nawawi et Webster**

Les spores de ce champignon avaient été signalées dans plusieurs pays tropicaux : Nigeria (Ingold, 1959), Ghana (Dixon, 1959) et Sierra Léone (Le'-John, 1965). Il n'est pas rare dans les écumes de nos cours d'eau.

***Speiropsis pedatospora* Tubaki**

Décrite par Tubaki (1958) au Japon, et reportée dans d'autres zones tropicales d'Asie et d'Amérique (Rajashekhar & Kaveriappa, 2003) en Inde. *Speiropsis pedatospora* apparait avec de faibles abondances dans nos sites d'étude.

***Speiropsis irregularis* Petersen** ou ***Arbusculina irregularis* (R.H. Petersen) Marvanová et Descals**. Cette espèce a une distribution tropicale. Elle avait été trouvée en Sierra Léone par Le'-John (1965) (Fig. 1B) et en Afrique du sud par Sinclair & Eicker (1983). Dans nos cours d'eau, *A. irregularis* n'est pas rare

***Triscelophorus acuminatus* Nawawi**

C'est l'une des espèces les plus abondantes et les plus communes de cette étude. Elle est connue de beaucoup de régions tropicales. En Afrique, *T. acuminatus* a été trouvée au Cameroun (Chen et al. 2000).

***Triscelophorus monosporus* Ingold**

Très commune dans les tropiques, ce champignon a été observé au Nigeria (Ingold, 1956, 1959 ; Alasoadura, 1968) et en en Sierra Léone (Le'-John, 1965). Il n'est pas rare dans nos sites mais moins abondant que *T. acuminatus*.

***Trifurcospora irregularis* (T. Matsush.) Ando & Tubaki**

Observé dans les écumes des rivières de Guinée Forestière, *T. irregularis* a été trouvé en Hongrie (Gönczöl & Révay, 2004) dans les eaux de pluie. C'est un nouveau signalement pour l'Afrique.

***Trisulcosporium acerinum* H.J Huds. & B. Sutton**

Décrite pour la première fois par Hudson & Sutton (1964), cette espèce a été plusieurs fois notée comme espèce inconnue à l'époque dans les écumes en Ouganda et au Nigeria (Ingold, 1958, 1959). Dans notre étude, elle est seulement trouvée au niveau d'un de nos sites de la région forestière.

***Variocladium giganteum* (Iqbal) Descals et Marvanová**

Ce champignon habite principalement les rivières tempérées (Descals et al, 1998). Il a été trouvé dans les échantillons d'eau filtrée dans un de nos sites de forêt et en faible abondance.

***Varicosporium elodeae* Kegel**

Fréquente dans nos échantillons d'écume de nos sites de Guinée forestière, cette espèce est largement distribuée à travers le monde.

***Varicosporium tricladiiforme* Roldan et Marvanova**

Cette espèce apparait très rare dans nos relevés. Elle a été récoltée dans une de nos stations de la région forestière.

Tableau III.1. Liste des espèces d'hyphomycètes identifiées durant l'étude

| Espèces | Ziama | Milo | Ecumes | Eau filtrée |
|---|-------|------|--------|-------------|
| <i>Anguillospora longissima</i> ? (Sacc. Et Syd.) Ingold | * | * | x | x |
| <i>Arbusculina irregularis</i> (Petersen) Marvanová and Descals | * | — | — | x |
| <i>Articulospora tetracladia</i> Ingold | * | — | — | x |
| <i>Beltrania rhombica</i> Penzig | * | * | x | x |
| <i>Camposporium pellucidum</i> (Grove) Hughes | * | * | x | — |
| <i>Camposporium antennatum</i> Harkness | * | — | x | — |
| <i>Campylospora chaetocladia</i> Ranzoni | * | * | x | x |
| <i>Campylospora filicladia</i> Nawawi | * | — | x | — |
| <i>Clavariana aquatica</i> Nawawi | * | * | — | x |
| <i>Clavariopsis aquatica</i> De Wildeman | * | * | x | x |
| <i>Clavariopsis brachycladia</i> Tubaki | * | * | x | — |
| <i>Flabellospora acuminata</i> Descals | * | — | x | x |
| <i>Flabellospora verticillata</i> Alasoadura | * | — | x | — |
| <i>Helicomyces colligatus</i> Moore | * | * | x | x |
| <i>Helicomyces torquatus</i> Lane et Shearer | * | * | x | — |
| <i>Isthmotricladia gombakiensis</i> Nawawi | * | * | x | x |
| <i>Lateriramulosa uni-inflata</i> Matsushima | * | * | x | x |
| <i>Lemonniera centrosphaera</i> Marvanová | * | — | x | x |
| <i>Lunulospora cymbiformis</i> Miura | * | — | x | x |
| <i>Lunulospora curvula</i> Ingold | * | * | x | x |
| <i>Phalangispora constricta</i> Nawawi et Webster | * | * | x | — |
| <i>Trifurcospora irregularis</i> (Matsush.) Ando & Tubaki | * | — | x | — |
| <i>Triscelophorus acuminatus</i> Nawawi | * | * | x | x |
| <i>Triscelophorus monosporus</i> Ingold | * | * | — | x |
| <i>Trisulcosporium acerinum</i> H.J. Huds et B. Sutton | * | — | x | — |
| <i>Variocladium giganteum</i> (Iqbal) Descals et Marvanová | * | — | — | x |
| <i>Varicosporium elodeae</i> Kegel | * | * | x | — |
| <i>Varicosporium tricladiiforme</i> Roldan et Marvanová | * | * | x | — |
| <i>Varicosporium sp</i> | * | — | x | — |

Conclusion

Nos rivières guinéennes hébergent une mycoflore d'hyphomycètes aquatiques diversifiée qui correspond à celle des zones tropicales en général et en particulier de l'ouest africain. La présente étude d'inventaire compte 29 espèces 8 d'entre elles apparaissent nouvelles pour l'Afrique.

Les résultats de ce travail découlent des données d'une campagne de prélèvement. Il apparaît nécessaire d'étendre les inventaires sur toute l'année pour nous permettre de recenser le maximum d'espèces et décrire la dynamique saisonnière des conidies d'hyphomycètes aquatiques dans ces cours d'eau de Guinée.

La plupart des stations étudiées ont été échantillonnées par filtration d'eau et, pour seulement trois, par prélèvement d'écume. Dans les écumes, des formes terrestres peuvent souvent se retrouver, entraînées par les eaux de pluies (lessivage des terres adjacentes à la rivière). Par ailleurs il est connu que le comportement de piégeage des spores varie considérablement entre espèce. Il serait donc nécessaire de procéder à un examen complémentaire de litières immergées. Ceci permettrait de découvrir de nouvelles espèces qui n'apparaissent pas dans les écumes et l'eau courante et de décrire les espèces colonisant les litières dans ces rivières. Les deux études sur la décomposition des litières (cf. chapitres suivants) fournissent déjà des informations utiles à cet égard.

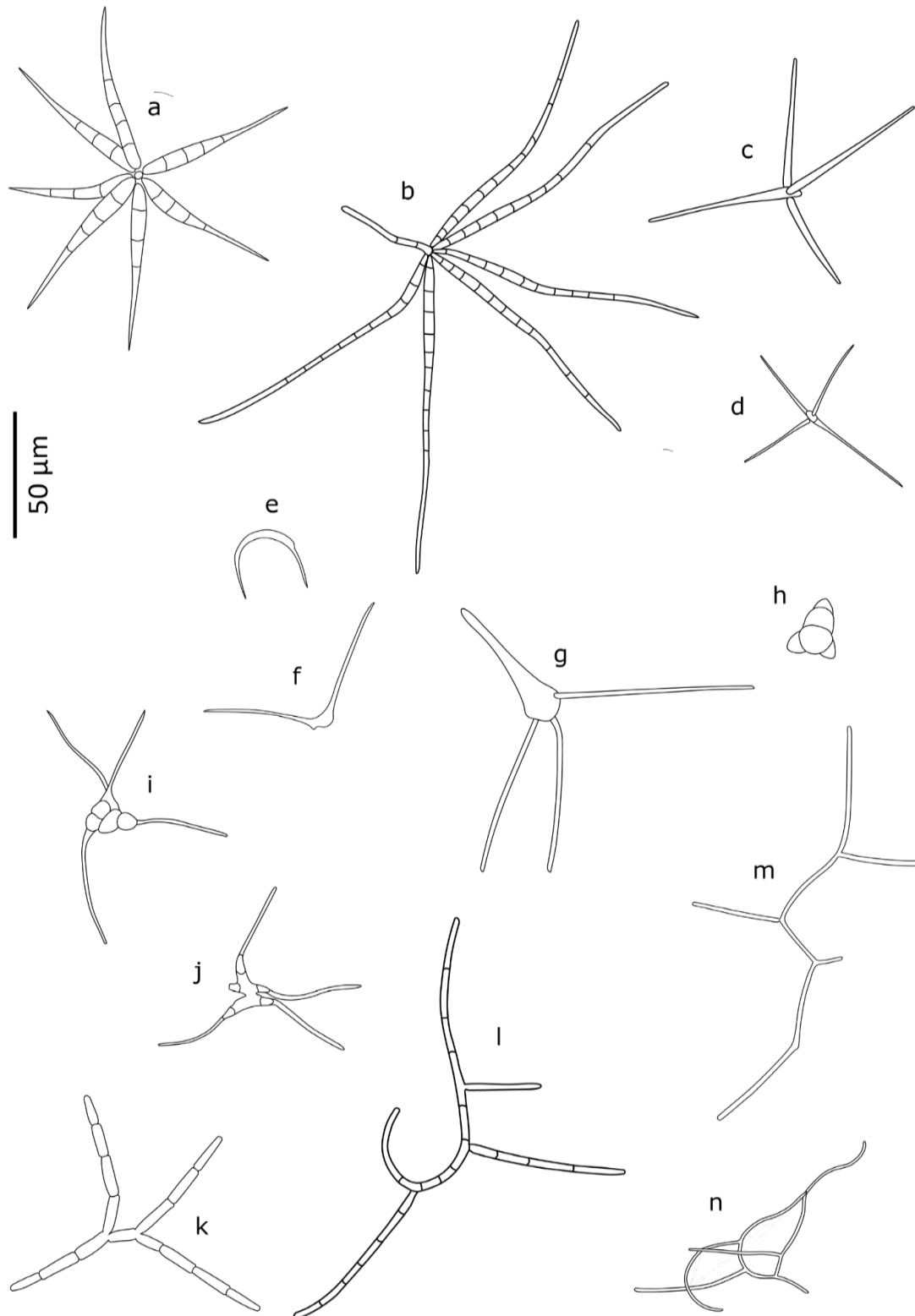


Figure III. 20. Planche A

a : *Flabellospora acuminata* ; *b* : *Flabellospora verticillata* ; *c* : *Triscelophorus acuminatus* ; *d* : *Triscelophorus monosporus* ; *e* : *Lunulospora curvula* ; *f* : *Lunulospora cymbiformis* ; *g* : *Clavariopsis aquatica* ; *h* : *Clavariopsis brachycladia* ; *i* : *Campylospora filicladia* ; *j* : *Campylospora chaetocladia* ; *k* : *Phalangispora constricta* ; *l* : *Varicosporium* sp ; *m* : *Varicosporium tricladiiforme* ; *n* : *Varicosporium elodeae*

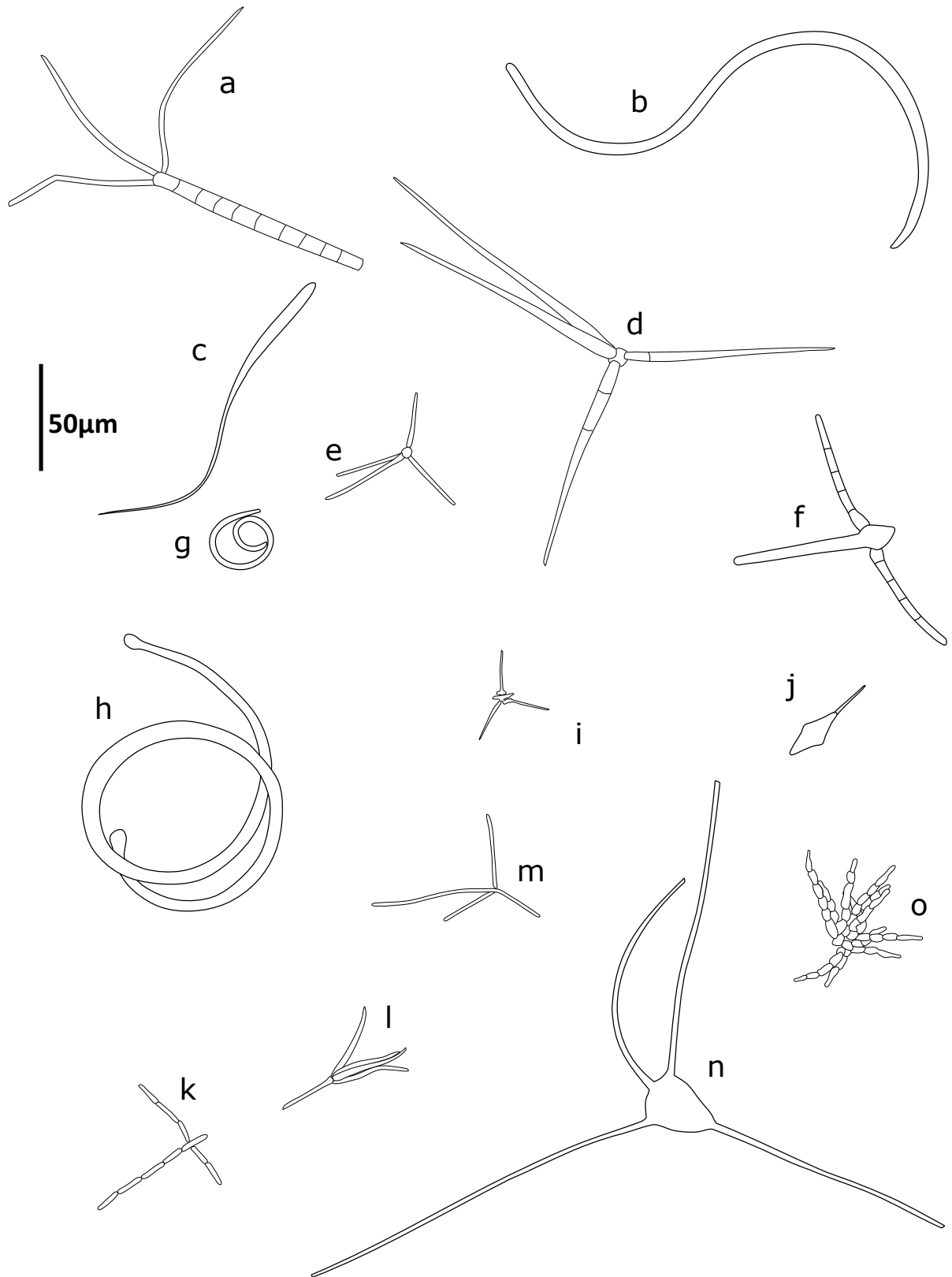


Figure III. 21. Planche B

a : *Camposporium antennatum* ; *b* : *Anguillospora longissima*; *c* : *Camposporium pellucidum* ; *d* : *Variocladium giganteum*; *e* : *Lemonniera centrosphaera*; *f* : *Trifurcospora irregularis*; *g* : *Helicomyces torquatus* ; *h* : *Helicomyces colligatus* ; *i* : *Lateriramulosa uni-inflata* ; *j* : *Beltrania rhombica* ; *k* : *Trisulcosporium acerinum* ; *l* : *Isthmotricladia gombakiensis* ; *m* : *Articulospora tetracladia* ; *n* : *Clavariana aquatica* ; *o* : *Arbusculina irregularis*

Chapitre IV. Décomposition des litières en cours d'eau forestiers guinéens

Ce chapitre correspond à un article publié dans *Biotropica* :

Tenkiano and Chauvet (2017) Tropical Shift in Decomposers' Relative Contribution to Leaf Litter Breakdown in two Guinean Streams. *Biotropica*, 49(4), 439-442

Résumé

Nous avons conduit une expérience de décomposition sur deux espèces de feuilles, *Albizia zygia* (Mimosaceae) et *Millettia zechiana* (Fabaceae), dans deux cours d'eau d'ordre 2, Noulava et Facely mara (Guinée Forestière, au Sud de la Guinée). Nous avons utilisé la méthode des sacs à litières pendant une période de 8 semaines. Nous avons déterminé la composition chimique initiale des feuilles notamment leurs teneurs en C, N et lignine. Les taux de sporulation des communautés d'hyphomycètes aquatiques ainsi que les macroinvertébrés associés aux feuilles ont été déterminés. Les deux espèces de litières se sont décomposées rapidement dans ces cours d'eau ($k = 0,025$ et $0,061 \text{ j}^{-1}$ respectivement pour *Albizia zygia* et *Millettia zechiana*). Après 8 semaines d'exposition, les deux espèces ne présentaient que 25 et 6% de leur masse initiale, respectivement *Albizia* et *Millettia*. Ces forts taux de décomposition étaient probablement liés aux stables et températures modérément élevées (22°C) favorisant une intense activité biologique (microbienne). Les macroinvertébrés avaient de très faibles abondances avec un pic trouvé après 2 semaines d'immersion, 7 et 14 individus en moyenne par sac, respectivement sur *Albizia* et *Millettia*. Les déchetiqueurs, constitués par les crevettes Atyidae (*Caridina africana*) représentaient plus de 80% des abondances totale. Contrairement aux macroinvertébrés, les hyphomycètes aquatiques montraient une forte colonisation et par conséquent étaient grandement impliqués dans ce processus. La grande taille des *Caridina africana* ne compensait que partiellement leur très faible densité. A la différence de nombreuses rivières tropicales dominées par les larves d'insectes, les conséquences du réchauffement climatique sur le fonctionnement écosystémique de ces cours d'eau guinéens pourraient être moins sévères en raison de la faible sensibilité des crustacés à une augmentation de température. Les différences observées entre les taux de décomposition des deux espèces de feuilles étaient en rapport avec la plus forte colonisation par les hyphomycètes aquatiques, la plus grande densité de macroinvertébrés et la teneur en N plus élevé des feuilles de *Millettia zechiana*.

La décomposition rapide des deux espèces de litière dans les cours d'eau étudiés, combinée aux faibles abondances des déchetiqueurs est conforme aux conclusions antérieures sur la plus grande implication des microorganismes dans le processus de décomposition des litières dans les rivières tropicales.

Mots clés : hyphomycètes aquatiques, décomposition, macroinvertébrés déchetiqueurs, diversité, crevettes, Guinée

Introduction

Les cours d'eau forestiers sont généralement des cours d'eau de tête de bassin, de faible numéro d'ordre selon la classification de Strahler (1957). Dans ces écosystèmes aquatiques les contraintes écologiques (ombrage important, mais aussi faibles températures, fort courant et forte amplitude du régime hydrique) sont à l'origine d'une très faible productivité primaire (Fisher & Likens, 1972). En effet, la canopée généralement bien développée de la végétation riveraine constitue une source d'ombrage non propice au développement de producteurs primaires et à l'autotrophie (Cummins, 1975 ; Vannote et al, 1980). Par contre, cette même végétation apporte au système une source de carbone et de nutriments par le biais des feuilles mortes qui accèdent après abscission au lit du cours d'eau. Ainsi, ces écosystèmes d'eau courante sont connus pour être largement tributaires des apports énergétiques allochtones provenant des communautés riveraines (Bilby & Bisson, 1992). Dans le cours d'eau, ces litières sont soumises à la dégradation, à savoir une combinaison de processus physiques et biologiques conduisant à la réduction de la taille, la transformation chimique et l'incorporation du carbone dans la chaîne alimentaire (Petersen & Cummins, 1974 ; Webster et Benfield, 1986). En cours d'eau tempéré, les organismes aquatiques décomposeurs (microflore fongique, bactéries et invertébrés déchetiqueurs) jouent un rôle fondamental dans la transformation de la matière organique en particules fines (MOPF) (Chauvet, 1992) et en matière organique dissoute (MOD) (Egglishaw, 1964 ; Wallace & Webster, 1996) et la distribution du carbone au sein des différents maillons du réseau trophique.

La décomposition des litières et la contribution relative des deux types de décomposeurs (microorganisme et invertébrés) en cours d'eau tempéré sont maintenant bien connues mais les résultats de ces travaux sont souvent en contradiction avec les quelques informations disponibles à partir des cours d'eau tropicaux.

Dans une comparaison régionale, Irons et al. (1994) ont suggéré que les invertébrés déchetiqueurs sont plus importants dans la décomposition des litières à des latitudes plus élevées alors que les microorganismes le sont aux latitudes basses à cause des hautes températures et de la faible compétition pour la ressource prévalant dans les cours d'eau tropicaux. Des études menées dans un cours d'eau tropical d'ordre inférieur ont montré une décomposition rapide des litières en comparaison des rivières tempérées (Benstead, 1996 ; Dudgeon, 1982). Pearson & Tobin (1989) en Australie tropicale ont attribué cette décomposition rapide à l'activité des invertébrés déchetiqueurs. Padgett (1976) montre que les hyphomycètes aquatiques jouaient un rôle significatif dans la décomposition des litières à Porto Rico. Dudgeon (1982) a observé que les fortes densités d'invertébrés sur une espèce de feuille en décomposition sont liées à une forte abondance de la microflore associée à cette litière ; ainsi, les invertébrés seraient d'importance secondaire.

Dudgeon (1989), Dudgeon & Wu (1999) à Hong Kong, et Benstead (1996) au Costa Rica notent une faible présence des déchetiqueurs associés aux litières comparés à leurs homologues des rivières tempérées. De nombreux auteurs trouvent que les déchetiqueurs sont rares dans les rivières tropicales (Wantzen et Junk, 2000 ; Dobson et al, 2002 ; Mathuriau & Chauvet, 2002 ; Larned et al. 2003 ; Rueda-Delgado et al. 2006 ; Wantzen & Wagner, 2006 ; Goncalves et al. 2007), d'autres ont montré le contraire (Cheshire et al. 2005 ; Wright & Covich, 2005 ; Rios-Touma et al. 2009). Une étude récente a montré que non seulement la diversité des déchetiqueurs augmente avec la latitude (Boyero et al. 2011) mais aussi que leur variabilité est plus élevée dans les tropiques qu'en zone tempérée (Boyero et al. 2011c).

L'importance des déchetiqueurs dans la décomposition des litières dans les cours d'eau tropicaux n'est donc pas claire, la littérature disponible conduisant à des conclusions divergentes. Dans les tropiques alors que les informations sur le processus de décomposition des litières dans les cours d'eau deviennent de plus en plus disponibles, la contribution des décomposeurs reste peu documentée (exceptés Goncalves et al. 2007, et une étude de comparaison inter-régionale par Boyero et al. 2015). une décomposition microbienne plus importante est prédite à cause des températures plus élevées et la compétition possiblement plus faible pour la ressource, prévalant dans les cours d'eau tropicaux (Irons et al. 1994).

Au contraire, l'implication des invertébrés déchetiqueurs dans les cours d'eau tropicaux en raison de leur faible abondance et leur taille généralement petite, particulièrement pour les larves d'insectes (voir aussi Yule et al, 2009) dans les cours d'eau tropicaux est supposée à être plus faible que dans les régions tempérées. Néanmoins, il faut souligner que la contribution des invertébrés tropicaux peut être sous-estimée en raison de la faible connaissance de leur régime alimentation et des effets de la variabilité locale (Camacho et al. 2009). Ces tendances latitudinales semblent être bien supportées par les résultats d'une étude globale (Boyero et al. 2011). Cependant, le manque de données sur d'autres régions tropicales limiterait toute généralisation compte tenu de la grande variabilité constatée (Boyero et al. 2015). Les informations sur la contribution des différents types de décomposeurs dans les cours d'eau tropicaux d'Afrique sont déficientes. Les seules données africaine disponibles proviennent d'un seul site (rivière Njoro) au Kenya, lequel est situé en Afrique de l'est (Dobson et al. 2002). Des études détaillées sur l'écologie des cours d'eau dans plusieurs localités types tropicales d'Afrique s'avèrent nécessaires à la compréhension des rôles des différents organismes dans le fonctionnement de ces écosystèmes. Dans la présente étude conduite sur deux espèces de feuilles dans deux cours d'eau forestiers guinéens, nous évaluons 1) la contribution relative des décomposeurs microbiens et invertébrés déchetiqueurs dans la décomposition des litières comparés à leurs homologues des milieux tempérés, et 2) l'impact des changements climatiques globaux sur ce processus écosystémique. Il est prédit que certaines régions tropicales telles que l'Afrique de l'Ouest souffriront sévèrement du réchauffement durant ce 21^{ème} siècle (IPCC, 2013). Les litières représentant une importante portion de stock du carbone

organique, les conséquences de ces changements sur le devenir du carbone pourraient différer de celles constatées en régions tempérées.

Sites d'étude

L'étude a été conduite dans deux cours d'eau forestiers guinéens, Facely mara et Noulava, localisés tous dans la forêt classée de Ziama, Préfecture de Macenta, région de la Guinée forestière, au sud du pays. Ils sont situés respectivement entre les 8°30' Latitude Nord et - 9°30' Longitude Ouest ; 634m et 550 m d'altitude.

Facély Mara et Noulava sont deux cours d'eau d'ordre inférieur (Strahler, 1957) respectivement de longueur 2,545 et 5,256 km et de largeur moyenne 3 et 4m. Le climat qui y règne est du type subéquatorial, se caractérisant par une longue saison pluvieuse (9 mois de pluies, 2400 à 2600 mm par an). La température moyenne annuelle de l'air est de 24°C. Du fait de leur localisation dans la forêt classée, ces cours d'eau sont moins soumis aux pressions anthropiques. Les températures de l'eau relevées pendant la période d'expérience étaient stables (22,1-22,9 et 21,9-22,8°C respectivement à Facély mara et Noulava). Le substrat est de type grossier constitué de bloc, gravier et de sable. On rencontre aussi en certains endroits des dépôts de sédiment fins comme le limon avec de la matière organique.



Figure IV. 22. Cours d'eau Facély mara

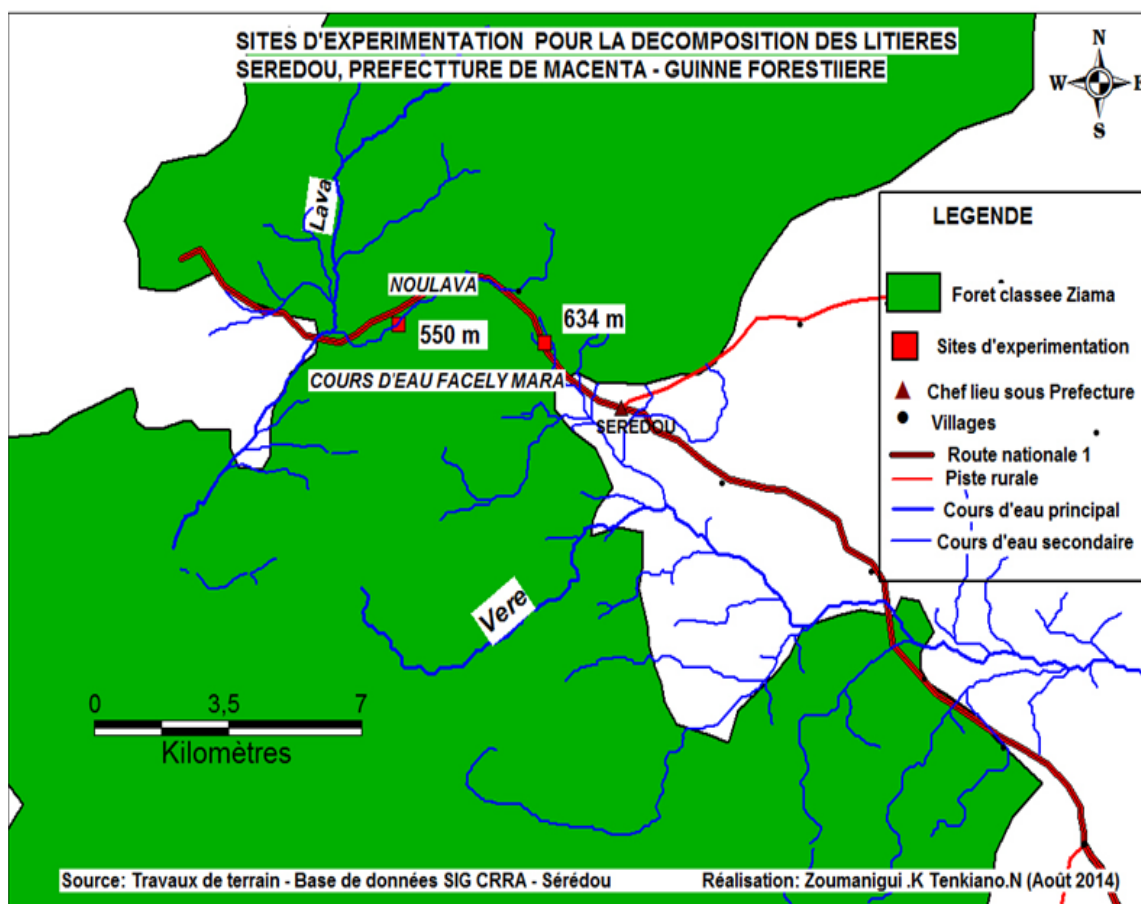


Figure IV. 23. Localisation des sites d'étude

Démarches expérimentales

1. Mesure des paramètres physico-chimiques de l'eau

Au cours de l'expérience, la conductivité, le pH et l'oxygène dissous ont été mesurés *in situ* en utilisant une sonde multi-paramètre (Multi-1971, WTW, Weilheim, Germany). La température a été continuellement déterminée à l'aide d'un enregistreur automatique (HOBO UA-001-64, Bourne, MA, USA). Les concentrations des nutriments, phosphates (P-PO₄) et nitrates (N-NO₃) ont été mesurées par spectrophotométrie (AL800, Aqualytic, Dortmund, Germany) avec des réactifs appropriés (phosphover et nitrover). Compte tenu des contraintes logistiques, les mesures (en dehors de la température) ont été réalisées à une seule occasion.

2. Détermination de la composition chimique des feuilles

Les lots de litières supplémentaires de deux espèces de litières sont séchés à l'étuve à 105°C pendant 48 h, pesés et broyés. Un sous-échantillon de 50 mg de chaque est utilisé pour la détermination de la teneur initiale des feuilles en nutriments. Le carbone et l'azote contenus dans les feuilles ont été déterminés en utilisant la technique d'analyseur élémentaire dans un Flash 2000 Thermo Fisher (NF ISO 10694 ; NF ISO 13878 ; NF EN 13137). Le Phosphore (P) a

été déterminé par la méthode de spectrométrie au molybdate d'ammonium (NF EN 6878 adaptée), le Mg et le Ca par l'ICP-IO. Le dosage de la lignine et de la cellulose a été fait par la méthode proposée par Goering et Van Soest, 1970 ; cf. Gessner, 2005). Les dosages des nutriments (C, N et C/N) ont aussi été réalisés sur les litières restantes pour évaluer l'évolution de leur concentration au cours de la décomposition

3. Décomposition

Cette étude de décomposition des litières a été réalisée pendant la saison pluvieuse, entre juin et août 2014. Nous avons expérimenté la décomposition de deux espèces de litières, *Albizia zygia* (Mimosaceae) et *Millettia zechiana* (Fabaceae) provenant de la végétation riveraine. Les feuilles de ces plantes ont été collectées après abscission, triées et séchées à température ambiante pendant deux semaines séparément dans une salle bien ventilée. Des paquets de 5 g sont alors conditionnés et placés dans des sacs nylon rectangulaires de dimension 20 x 15 cm et de deux sortes, les grosses mailles (GM, 9 mm) donnant accès à de nombreux organismes (microorganismes, invertébrés, alevins...) et les fines mailles (FM 0,5 mm) dont l'accès est réservé uniquement aux microorganismes. Au total, par espèce de litière, 24 sacs GM et 24 sacs FM furent préparés et placés dans trois zones ou blocs dans chaque cours d'eau. Chaque sac est fixé sur une barre de fer à l'aide d'un bout de ficelle souple de 20-30cm de long. Les barres de fer sont fermement implantées dans le lit. Pour maintenir les sacs stables, nous avons ajouté des blocs de pierre. Les sacs de litière sont retirés à l'issue d'intervalles de temps régulier : 2, 4, 6 et 8 semaines. Parallèlement, cinq lots de 5 g par espèce de litière ont été préparés, séchés dans une étuve à 105°C pendant 48 h et pesées. Ces litières serviront à la détermination de la masse sèche initiale à T_0 et de la composition chimique initiale des litières.

Les litières restantes dans chaque sac de litière (GM et FM) sont séchées à 105°C à l'étuve pendant 48 h, pesées et broyées à l'aide d'un broyeur Micro-Culatti. La matière organique restante (AFDM) est déterminée en brûlant à 550°C un sous-échantillon de chaque échantillon (250 mg) dans un four à moufle pendant 3 h.

4. Hyphomycètes aquatiques associés aux litières

A chaque retrait et pour chaque sac de litière à fine maille, un total de cinq disques de feuilles ont été coupés à l'aide d'un emporte-pièce (12 mm de diamètre) et placés dans des Erlenmeyer de 100 ml, contenant 40 ml de l'eau de rivière filtrée. Ces disques sont alors incubés pendant 48 h dans une salle bien aérée et mis sous agitation constante (agitateur orbital, 100 tours par minute). La suspension contenant les spores produites est alors filtrée sur une membrane filtre Whatman de nitrate de cellulose (25 mm de diamètre et 5 µm de porosité). Chaque filtre est fixé et coloré au bleu Trypan à 0,1 %, 60 % d'acide lactique (Iqbal & Webster, 1973 ; Gessner et al. 2003) puis placé entre lame et lamelle. Les spores piégés sur

le filtre sont alors identifiées et comptées au microscope au grossissement X200 (voir Bärlocher, 2005) en utilisant les clés d'identification (*e.g.* Chauvet, 1990, Gulis et al. 2005) et des données de la littérature. Les taux de sporulation pour chaque espèce d'hyphomycètes aquatique identifiée ont été calculés. Les disques sont ensuite séchés à l'étuve à 105°C pendant 48 heures et pesés. Ils serviront à compléter la détermination de la masse sèche finale.

5. Macroinvertébrés associés aux litières

Après retrait, les sacs de litières sont transportés au laboratoire et nettoyés avec de l'eau du robinet dans un tamis. Les macroinvertébrés contenus dans les sacs sont alors retenus, triés et conservés dans des petits flacons contenant de l'éthanol 70%. Les macroinvertébrés sont identifiés à l'aide de clés de détermination (Tachet et al. 2010 ; Durand et Lévêque, 1980, 1981), tous les individus sont comptés sous une loupe binoculaire et assignés à des groupes fonctionnels trophiques (Tachet et al., 2010) ; Durand et Lévêque (1980, 1981) et d'autres données de la littérature existantes. Les macroinvertébrés ont été séchés à l'étuve à 105°C pendant 24 h, puis pesés à 0,001, près afin de déterminer leur biomasse sèche qui servira à l'estimation des taux de consommation des déchiqueteurs. Dans la présente étude, nous n'avons pas pu réaliser d'expérience sur la consommation *in situ* de *Caridina africana*. Les taux ont donc été estimés en se référant aux taux de consommation calculés pour une espèce de la même famille, *Atyaephyra desmarestii* (Callisto, 2006).

Pour *Atyaephyra desmarestii*, les taux étaient calculés comme étant la différence entre la masse sèche initiale de feuille et la masse sèche finale, divisée par le temps en jour et le nombre d'individus. La valeur est exprimée par mg de feuille par individu par jour (mg de litière. ind⁻¹. j⁻¹.).

Dans notre étude, les taux de consommation de *Caridina africana* ont été estimés pour les feuilles de *Millettia zechiana* à Noulava et à 2 semaines, où la densité moyenne était de 8 individus par sac.

Perte de masse dans GM = 64% soit 3200 mg ; La perte dans les FM = 52% soit 2600 mg.

Perte due aux invertébrés serait : perte GM-FM = 3200 mg - 2600 mg = 600 mg.

Les taux de consommations ont été calculés sur la base des capacités métaboliques individuelle. Celle-ci est donnée par la relation : $CM = MS^{0.75}$ (cf. Mckie et al. 2008) où CM est la capacité métabolique et MS est la masse sèche de l'animal.

Sachant que la masse sèche moyenne de *Caridina africana* est de 33,76 mg, sa capacité métabolique est de $33,76^{0.75} = 14,01$.

Celle de *Atyaephyra desmarestii* est de $12,98^{0.75} = 6,83$ puisque sa MS moyenne est de 12,98 mg (Callisto, 2006).

Par extrapolation, le taux de consommation foliaire de *Caridina africana* serait :

Taux de consommation d'*Atyaephyra desmarestii* x CM de *Caridina africana* / CM d'*Atyaephyra desmarestii*.

6. Analyse des données

Le taux de décomposition k est déterminé par régression non-linéaire en utilisant les proportions de la masse sèche sans cendre restante (AFDM). Une ANCOVA est utilisée pour comparer les deux espèces. L'ensemble des analyses est réalisé avec le logiciel XLSTAT 2015.2.02.

Résultats

1. Paramètres physico-chimiques de l'eau

Nos deux cours d'eau, Facély mara et Noulava contenaient de faibles teneurs en nutriments dissous (nitrates et phosphates). La température était stable durant toute la période de l'étude. L'oxygène était près de la saturation (92%), la conductivité était faible et similaire pour les deux rivières. Le pH était relativement neutre.

Tableau IV.2. Caractéristiques physico-chimiques des stations d'étude

| Paramètres | Facély mara | Noulava |
|--------------------------|-------------|---------|
| Largeur (m) | 3,5 | 4 |
| pH | 7,5 | 7,8 |
| Température (°C) | 22,6 | 22 |
| Conductivité (µs/cm) | 31 | 30 |
| Oxygène dissous (mg/L) | 7,5 | 7,8 |
| N-NO ₃ (mg/L) | 0,88 | 0,46 |
| P-PO ₄ (mg/L) | 0,007 | 0,016 |

2. Caractéristiques initiales des litières

Le pourcentage initial des feuilles en carbone était plus élevé pour *Albizia zygia*. L'azote contenu dans les feuilles de *Millettia zechiana* était plus élevé. Le rapport C/N était plus élevé pour *Albizia zygia*. Contrairement à N, Mg et Ca, P était relativement plus élevé dans *Albizia*

que *Millettia*. Les teneurs en lignine et en cellulose étaient différentes pour les deux espèces de litières

Tableau IV.2. Teneur initiale en C, N, C:N, P, Mg, Ca, lignine et cellulose des feuilles d'*Albizia zygia* et *Millettia zechiana* (* : données déterminées après soumission du manuscrit à Biotropica).

| Constituants (%) | <i>Albizia zygia</i> | <i>Millettia zechiana</i> |
|------------------|----------------------|---------------------------|
| C | 51,9 ± 0,59 | 49,8 ± 0,14 |
| N | 4,49 ± 0,35 | 5,07 ± 0,23 |
| C : N | 11,6 ± 0,89 | 9,8 ± 0,46 |
| P* | 0,24 ± 0,002 | 0,21 ± 0,001 |
| Mg* | 0,118 ± 0,003 | 0,247 ± 0,003 |
| Ca* | 0,328 ± 0,013 | 0,891 ± 0,01 |
| Lignine | 31,73 ± 1,88 | 11,97 ± 0,65 |
| Cellulose | 16,05 ± 3,62 | 14,28 ± 0,86 |

Les teneurs de ces nutriments variaient au cours de la décomposition. Le carbone restait en général stable. On assistait à une augmentation des teneurs en azote des feuilles les premières semaines, puis à une diminution. Cette augmentation étant attribuée à l'activité des hyphomycètes qui accroît la qualité nutritive des feuilles. Le rapport C/N augmentait avec le temps de décomposition et passait de 11,6 à 14,2 et 14,7 pour *Albizia* à Facély mara et Noulava respectivement et de 9,8 à 15,6 et 17,6 pour *Millettia* respectivement à Facély mara et Noulava (figure IV.4). Une telle augmentation du C/N est un phénomène rare probablement dû à la conjonction d'une forte concentration en azote dans les feuilles et une faible teneur en azote inorganique dans l'eau de ces rivières.

3. Décomposition

Les deux espèces de litière, *Albizia zygia* et *Millettia zechiana* ont été rapidement colonisées par les microorganismes et les macroinvertébrés induisant une perte de masse foliaire de 27% et 58% pour *Albizia zygia* et *Millettia zechiana*, respectivement durant les 14 jours suivant l'immersion. La décomposition continuait à être rapide pour *Albizia* seulement après. A 8 semaines d'exposition, il restait seulement 25 et 6 % de masse sèche pour *Albizia* et *Millettia* respectivement. *Millettia zechiana* montrait une rapide décomposition ($k= 0,061 \text{ j}^{-1}$) comparé à *Albizia* ($k= 0,025 \text{ j}^{-1}$). La décomposition était plus rapide dans les GM que dans les FM (figure IV.2) quoique peu différente, surtout pour *Millettia*.

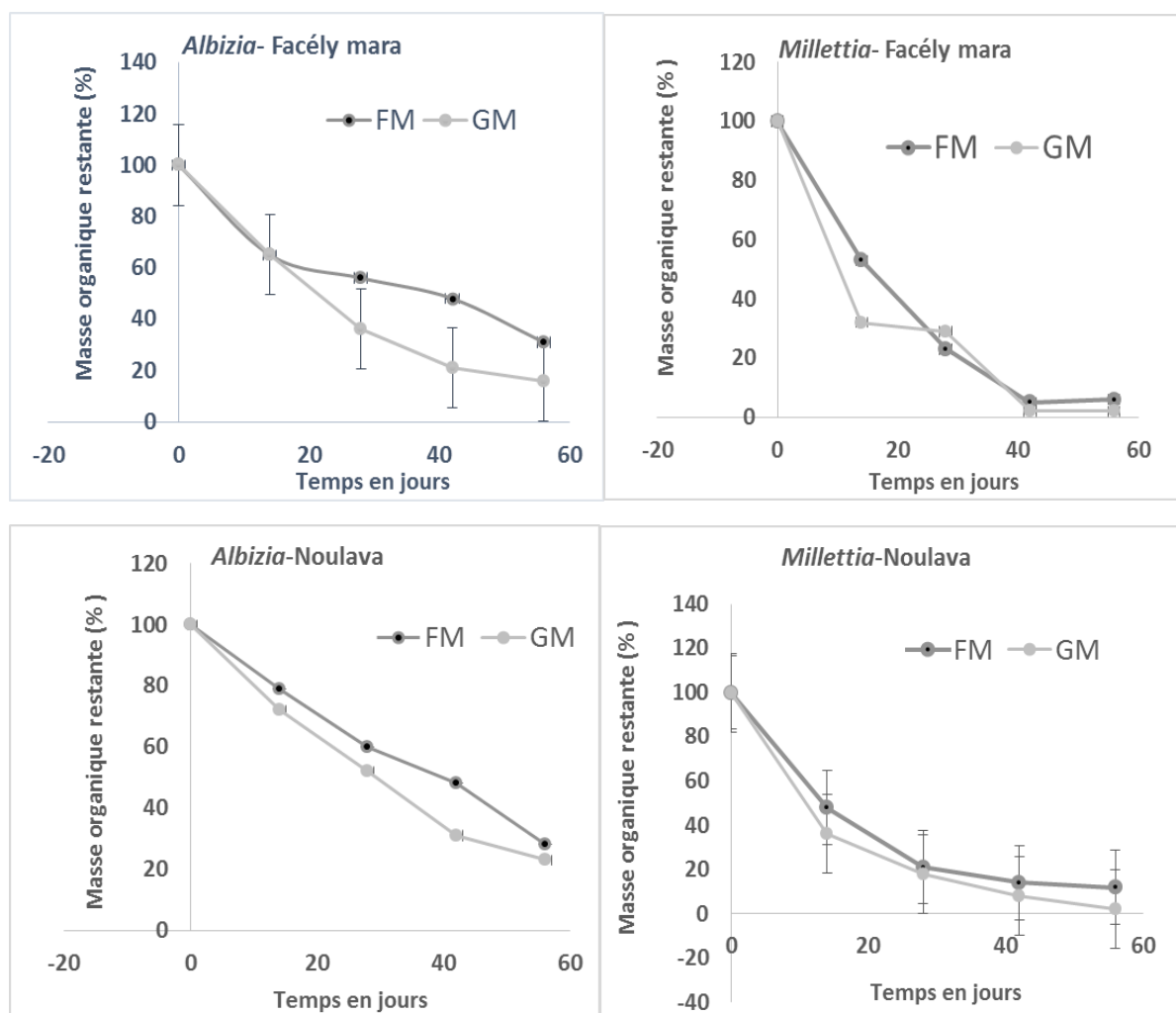


Figure IV. 24. Perte de masse (% matière organique restante) de *Millettia zechiana* et *Albizia zygia* durant la période de décomposition

Hyphomycètes aquatiques associés aux litières

Le taux de sporulation a été utilisé comme un indice d'abondance et/ou d'activité des communautés fongiques associées aux feuilles. Dix-huit espèces d'hyphomycètes aquatiques ont été identifiées sur les feuilles d'*Albizia* et *Millettia* en sporulation. Douze d'entre elles contribuaient chacune à moins de 1% de production de conidies cumulées sur toute la période d'étude (Tableau 3). *Lunulospora cymbiformis* Miura et *Clavariopsis brachycladia* Tubaki contribuaient à 53,9% et 41%, respectivement sur les deux litières.

Tableau IV.3. Hyphomycètes aquatiques associés aux litières d'*Albizia* et *Millettia* durant l'étude

| |
|--|
| <i>Anguillospora longissima</i> (Saccardo & Sydow) Ingold |
| <i>Anguillospora filiformis</i> Greathead |
| <i>Anguillospora furtiva?</i> Descals |
| <i>Angulospora aquatica</i> Nilsson |
| <i>Beltrania rhombica</i> Penzig |
| <i>Campylospora chaetocladia</i> Ranzoni |
| <i>Clavariopsis aquatica</i> De Wildeman |
| <i>Clavariopsis brachycladia</i> Tubaki |
| <i>Diplocladiella scalaroides</i> Arnaud |
| <i>Lateriramulosa uni-inflata</i> Matsushima |
| <i>Lunulospora curvula</i> Ingold |
| <i>Lunulospora cymbiformis</i> Miura |
| <i>Margaritispora aquatica</i> Ingold |
| <i>Nawawia filiformis</i> (Nawawi) Marvanová |
| <i>Pyramidospora densa</i> Alasoadura |
| <i>Tricladium angulatum</i> Ingold |
| <i>Tripospermum camelopardus</i> Ingold, Dann & P.J. McDougall |
| <i>Tripospermum myrti</i> (Lind) Hughes |
| <i>Triscelophorus acuminatus</i> Nawawi |

Macroinvertébrés associés aux litières

Les deux espèces, *Albizia zygia* et *Millettia zechiana* ont été rapidement colonisées par les macroinvertébrés mais avec de faibles abondances, 36 et 85 individus après les 2 premières semaines d'exposition avec des moyennes de 7 et 14 par sac de litière respectivement pour *Albizia zygia* et *Millettia zechiana*. Les pics de colonisation sont intervenus pour *Albizia* à 28 jours suivant l'immersion à Noulava (15 individus) et à 14 jours à Facely mara (27 individus) ; pour *Millettia* le pic de colonisation était à 14 jours sur les deux stations (31 et 54 individus, respectivement à Noulava et Facely mara). *Millettia zechiana* comptait davantage de taxons qu'*Albizia zygia*. La structure des communautés de macroinvertébrés était presque similaire pour les deux espèces et dans les deux stations étudiées : Diptères (1,3% et 6,14%), Ephéméroptères (1,3% et 7,89%), Hétéroptères (1,3% et 3,51%) Odonates (5% et 0,88%), Crustacés (Atyidae, 85% et 81,58% et Potamonautidae, 1,3%), Coléoptères (1,3%) et Plécoptères (3,5%) sur *Albizia* et *Millettia* respectivement. Les crustacés (Atyidae) dominaient

largement les effectifs des taxons de macroinvertébrés (85%) et (81%) sur *Albizia* et *Millettia* respectivement, lesquels produisaient les plus fortes biomasses (33,76 mg en moyenne par individu).

Tableau IV.4. Macroinvertébrés associés aux litières durant la période d'étude

| Ordres | Familles | Genres | GFT | Reference |
|----------------|--------------------|---------------------|-------------|-----------|
| Ephéméroptères | Ephemeridae | <i>Ephemera</i> | C | 1 |
| Ephéméroptères | Heptageniidae | <i>Epeorus</i> | R | 1,2 |
| Ephéméroptères | Leptophlebiidae | <i>Adenophlebia</i> | C | 1,2 |
| Odonates | Aeshnidae | <i>Aeshna</i> | Pr | 1,2 |
| Odonates | Libellulidae | <i>Libellula</i> | Pr | 1,2 |
| Plécoptères | Perlidae | <i>Neoperla</i> | Pr | 1,2 |
| Hétéroptères | Belostomatidae | <i>Appasus</i> | Pr | 1,2 |
| Hétéroptères | Gerridae | <i>Gerris</i> | Pr | 1,2 |
| Hétéroptères | Veliidae | <i>Velia</i> | Pr | 1,2 |
| Coléoptères | Gyrinidae | <i>Orectogyrus</i> | Pr | 1,2 |
| Diptères | Chironomidae | <i>Chironomus</i> | C | 1,2 |
| Diptères | Tabanidae | <i>Tabanus</i> | Pr | 1,2 |
| Diptères | <i>Psychodidae</i> | | indéterminé | |
| Décapodes | Atyidae | <i>Caridina</i> | D | 1, 2,3 |
| Décapodes | Potamonautidae | <i>Potamonautes</i> | D | 4 |

Légende. 1 (Durand et Lévêque, 1980, 1981), 2 (Tachet et al., 2010), 3 (Crowl et al, 2001), 4 (Michael Dobson, 2004)



Figure IV.25. *Caridina africana*

Le taux de consommation moyen estimé pour un individu de *Caridina africana* sur la base de sa capacité métabolique et du taux de consommation d'*Atyaephyra desmarestii* était de 2,05 mg. ind⁻¹. j⁻¹. Pour 8 individus, le taux serait de 2,05 x 8 x 14= 229,6 mg. Cette consommation correspondrait à environ 38 % de la perte de masse des litières due aux invertébrés observés à 14 jours d'exposition dans les rivières.

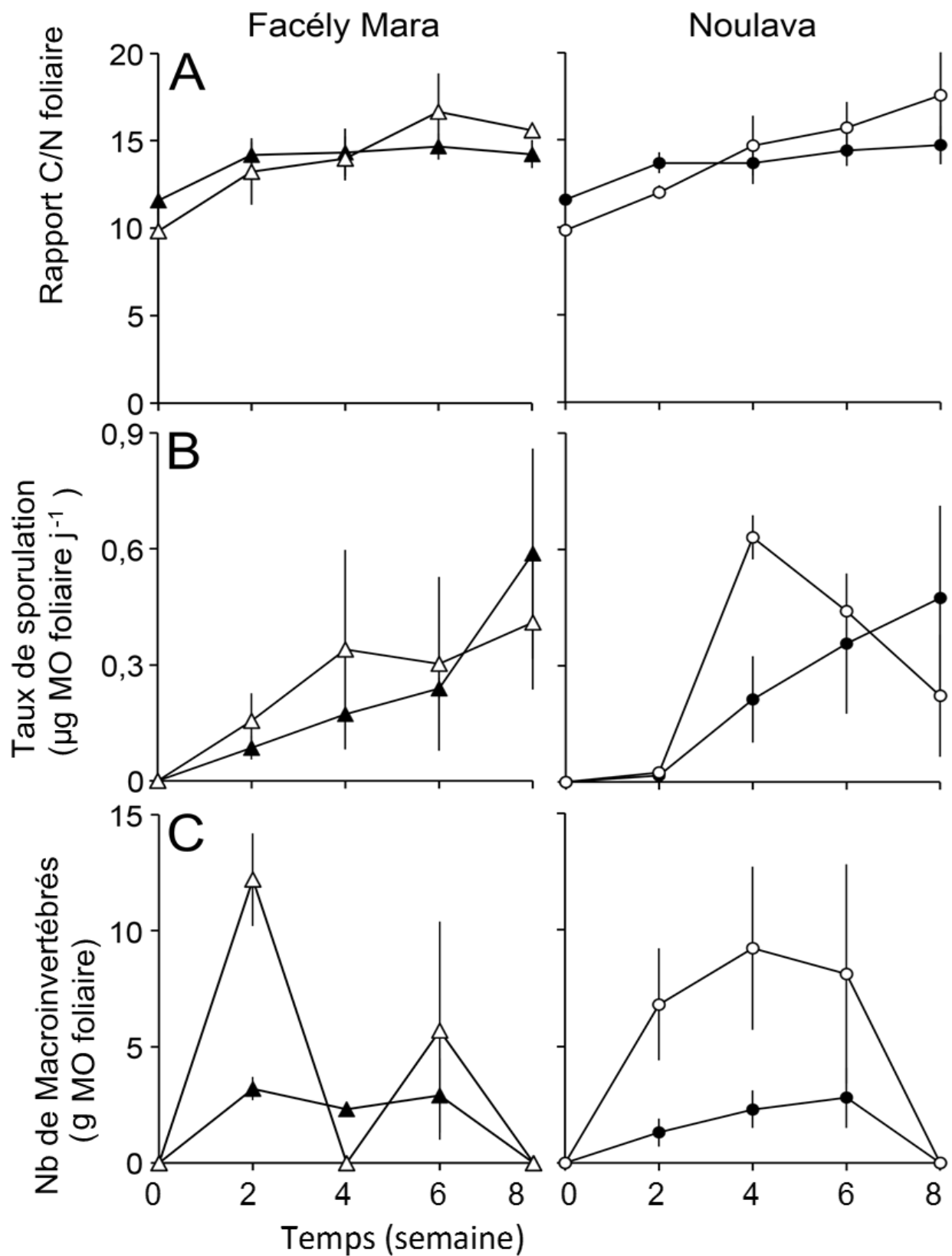


Figure IV.26. Rapport C/N (A) des litières (*Albizia zygia* : ▲ / ●; *Millettia zechiana* : △ / ○) en décomposition dans les deux stations, taux de sporulation (B) et nombre d'individus de macroinvertébrés (C).

Discussion

1. Décomposition des litières

Les deux espèces de litières se décomposent très rapidement dans les cours d'eau étudiés, selon les limites proposées par Petersen et Cummins (1974). Le taux de décomposition de *Millettia zechiana* ($k = 0,061 \text{ j}^{-1}$) est parmi les plus élevés de la littérature (Dudgeon, 1982 ; Benstead, 1996 ; Goncalves et al. 2007). Des taux similaires ont été signalés pour d'autres espèces de litière (Mathuriau & Chauvet 2002) et dans la rivière Njoro au Kenya (Mwanake, 2010). Nos résultats sont ainsi cohérents avec les observations antérieures selon lesquelles que la décomposition était plus rapide en cours d'eau tropicaux qu'en zone tempérée (Irons et al. 1994). Mathuriau & Chauvet (2002) attribuaient cette décomposition rapide aux températures élevées des cours d'eau et à la qualité initiale des litières. Les moyennes de température de l'eau enregistrée dans nos stations (22°C) durant cette étude de décomposition des litières confirment ces observations. Par ailleurs, la décomposition était logiquement plus rapide dans les sacs à GM que dans les sacs à fines à FM.

2. Qualité de la litière

Des études menées dans d'autres cours d'eau tropicaux avaient montré une décomposition rapide des feuilles (Gonçalves et al. 2006 ; Mathuriau & Chauvet, 2002). Cette vitesse est dépendante de deux facteurs indépendants : l'environnementaux et les caractéristiques intrinsèques des feuilles. Les propriétés chimiques des feuilles connues pour affecter la décomposition des litières en milieu aquatique incluent les tanins et phénols (Stout, 1989 ; Ostrofsky, 1997 ; Wantzen et al. 2002). La lignine était utilisée pour prédire les taux de décomposition des feuilles. C'est l'un des meilleurs indicateurs de décomposition des feuilles (Gessner & Chauvet, 1994). La lignine est un constituant structural qui confère la dureté aux feuilles, les protégeant contre les infections microbiennes, l'herbivorie (attaque d'insectes en général) et en leur offrant des propriétés d'étanchéité des parois cellulaires. Elle est difficile à biodégrader et limite la dégradation d'autres composés cellulaires des plantes (Ardón et al. 2006). La teneur en nutriment, spécialement l'azote ainsi que les rapports carbone-azote ou carbone-phosphore (Enriquez et al. 1993) est prédite comme ayant un effet sur les taux de décomposition (Melillo et al. 1983). La décomposition rapide observée dans notre étude, serait ainsi attribuée à la qualité nutritive de nos espèces de feuilles. La décomposition rapide de *Millettia zechiana* par rapport à *Albizia zygia* était en rapport avec sa haute teneur en azote ($N = 5,1\%$), un faible rapport carbone-azote ($C/N = 9,8$) et une colonisation rapide par les hyphomycètes aquatiques. De telles relations avaient aussi été observées par Mathuriau & Chauvet (2002).

Dans notre étude le rapport C : N a augmenté avec le temps de décomposition. Ce phénomène très rare est probablement dû à la forte teneur initiale des feuilles en azote et la faible concentration de l'eau des ruisseaux en azote inorganique.

Albizia zygia avait la plus grande teneur en lignine (31,73%). Cette valeur est largement au-dessus de celles indiquées pour certaines feuilles par Gessner (2005) ainsi que pour des litières tropicales : 26,4% pour *Croton gossypifolius* (Mathuriau & Chauvet 2002), 26% pour *Protium bresiliense* (Goncalves et al. 2007). Des fortes teneurs en lignine ont aussi été signalées pour certaines feuilles au Kenya (Mwanake, 2010).

3. Contribution des hyphomycètes aquatiques

La contribution des hyphomycètes aquatiques à la décomposition des feuilles de litières dans les cours d'eau a été rarement étudiée en milieu tropical d'Afrique. Notre étude montre une rapide colonisation des feuilles par les champignons. La structure des communautés fongiques associées aux feuilles était composée en général d'espèces ayant une distribution tropicale. A part ces espèces tropicales, les assemblages fongiques comprenaient d'autres espèces rencontrées en zone tempérée comme *Lunulospora curvula* (Webster et Descals, 1981 ; Chauvet, 1991).

En terme de production de conidies, les assemblages étaient dominés par deux espèces bien connues pour leur distribution tropicale : *Clavariopsis brachycladia* Tubaki et *Lunulospora cymbiformis* Miura. Une telle dominance a aussi été observée dans d'autres régions (Padgett, 1976 ; Sridhar & Kaveriappa 1988 ; Mathuriau & Chauvet, 2002).

La sporulation montrait de faibles maxima (0,59 et 0,63 / μ g de litière/jour, sur les feuilles d'*Albizia* à Facély mara et *Millettia* à Noulava, respectivement) et augmentait de façon inattendue vers la fin du processus par rapport aux pics observés dans les cours d'eau tempérés, apparaissant plus rapidement. De telles caractéristiques, une faible activité de reproduction et une faible diversité des hyphomycètes aquatiques associées aux litières, ont été signalées dans d'autres cours d'eau tropicaux (Jabiou et al. 2013, Graça et al. 2016). Dans la présente étude, les faibles pics de taux de sporulation pourrait être dus aux très faibles concentrations de nos cours d'eau en N et P inorganiques comme il a été montré dans une étude expérimentale sur l'effet des nutriments (Suberkropp & Chauvet, 1995, Ferreira et al, 2006). Cependant, il faut souligner que la prééminence de la contribution fongique dans la décomposition des feuilles est beaucoup plus uniforme dans les régions tropicales que l'activité de reproduction des hyphomycètes aquatiques, cette dernière étant très variable (par exemple, des écarts de deux ordres de grandeur sont trouvés entre Mathuriau & Chauvet (2002) et Ferreira et al. (2012).

Contrairement aux régions tempérées, les taux de sporulation dans les régions tropicales ne peuvent donc pas refléter l'implication des champignons dans la décomposition des litières et être utilisés comme un indice fiable d'altération fonctionnelle de l'écosystème.

4. Rôle des macroinvertébrés

Dans notre étude, les feuilles d'*Albizia* et *Millettia* ont été rapidement colonisées par les macroinvertébrés. Ces observations sont conformes à d'autres faites par Dudgeon (1982) à Hong Kong et Mathuriau et Chauvet (2002) en Colombie.

La rapide colonisation des feuilles par les macroinvertébrés dans la présente étude semble être associée à la rapide colonisation par les communautés fongiques et donc à l'activité microbienne comme suggéré par Dudgeon (1982). Les feuilles de *Millettia* qui se sont décomposées rapidement montraient une colonisation rapide par les macroinvertébrés.

Ce résultat indique que les feuilles de *Millettia* étaient probablement plus palatables que celles d'*Albizia*. Les communautés de macroinvertébrés étaient composées principalement, de prédateurs (Odonates : *Libellula*, *Aeshna* ; Diptères Tabanidae ; Coléoptères : Gyrinidae ; de collecteurs (Ephéméroptères : *Adenophlebia*, *Ephemera* ; Diptères : *Chironomus* et Psychodidae), de racleurs (*Epeorus*) et de déchiqueteurs (crustacés : crevettes et crabes).

Les prédateurs étaient les plus diversifiés, constituaient 65% de richesse taxonomique. Une telle importance a été trouvée par (Cheshire et al. (2005) où les prédateurs constituaient 39% de la richesse spécifique des assemblages de macroinvertébrés. A l'inverse, les prédateurs étaient moins abondants (8,3%,), ce qui conforte en partie les résultats de Mathuriau & Chauvet (2002).

Les macroinvertébrés associés aux feuilles dans ces cours d'eau étaient largement dominés par les déchiqueteurs, lesquels constituaient 84% du total des abondances et représentaient 13% de la richesse taxonomique, en cohérence avec les résultats de Cheshire et al. (2005) et Chara et al. (2007), où les déchiqueteurs faisaient 13% et 20% de richesse, respectivement. Nos observations sont contraires à celles d'autres auteurs qui trouvent que les invertébrés déchiqueteurs représentent seulement 4% du total du nombre d'espèces dans un cours d'eau en Nouvelle Zélande (Thompson & Townsend, 2000) ; de même, ils représentent moins de 1% en Colombie (Mathuriau & Chauvet, 2002). Dobson et al. (2002) ont relevé 5% de déchiqueteurs pour tous les sites échantillonnés au Kenya, mais un de ces sites avait plus de 10% ce qui est inférieur à la moyenne de 10-40% pour différentes zones en Europe.

Dans notre étude, les déchiqueteurs sont représentés par des crustacés. Des études ont montré le rôle des crustacés décapodes (crevettes d'eau douce) dans la décomposition des litières (par exemple, Walker & Ferreira, 1985), Henderson et Walker, 1986), Pringle et al. 1993, Crowl et al. 2001). Dobson (2004) et Moss (2007) trouvent au Kenya que les crabes d'eau douce (*Potamonautes* sp) peuvent accroître les taux de décomposition des feuilles et

sembleraient se substituer aux insectes déchetiers. Dans la présente étude, l'abondance des déchetiers atteint un pic plus tôt que les champignons mais avec une très faible abondance. Ceci était partiellement compensé par leur grande taille et potentiellement leur efficacité dans la fragmentation des feuilles comme c'est le cas de *Caridina africana*, crustacé Atyidae qui dominait les communautés de déchetiers. La dominance des déchetiers par les crevettes n'est pas commune dans les cours d'eau de toutes les régions de basse altitude, où elles sont signalées comme étant détritivores (Crowl et al. 2001). Par conséquent, ces cours d'eau de basse altitude ont tendance à différer beaucoup plus des cours d'eau tempérés que les cours d'eau tropicaux à haute altitude (Boyero et al. 2009).

L'importance des invertébrés déchetiers dans le processus de décomposition de la litière a été généralement reliée à leur diversité et leur abondance, mais aussi aux regards d'expérience de consommation conduite en laboratoire. Toutefois, ceci nécessite des moyens et suffisamment de temps, qui n'ont pu être réunis dans le cas de cette thèse. De ce fait, nous avons estimé le taux de consommation de *Caridina africana* sur la base de sa capacité métabolique calculée à partir de sa masse sèche d'après McKie et al. (2008) et le taux de consommation d'*Atyaephyra desmarestii*. Le taux de consommation de *Caridina africana* dans la présente étude est de $2,05 \text{ mg. ind}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$, ce qui est relativement plus élevée que le taux ($1,24 \text{ mg de feuille.ind}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$) d'*Atyaephyra desmarestii* (Callisto, 2006). Duarte et al. (2012) trouvent pour la même espèce *Atyaephyra desmarestii* des taux compris entre 0,1 à 0,75 mg de feuille. $\text{ind}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$, ce qui indique que cette projection doit être utilisée avec précaution.

Une différence de taux de consommation observé entre *Caridina africana* et *Atyaephyra desmarestii* tient à la différence de qualité des litières (teneur en N). Dans leur étude, A. *desmarestii* était nourri par les feuilles d'*Alnus glutinosa* dont la teneur en azote est de 2,2, (Graça 2001). Les litières de *Millettia zechiana* avaient une teneur en N de 5 %. Cependant, une telle extrapolation devrait être utilisée avec prudence puisque la contribution de ces organismes à la fragmentation des feuilles semble varier parmi les espèces d'Atyidae (e.g. *Atya lanipes*, in Crowl et al. 2001 vs *Atyaephyra desmarestii* in Callisto, 2006). Les macroinvertébrés sont capables de discriminer les litières d'après leur qualité nutritive (Graça 2001). Par exemple, les taux de consommation de *Gammarus fossarum* est de $0,25 \text{ mg de feuille.ind}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$ pour le chêne (Jabiol al. 2013) et de $0,72 \text{ mg. ind}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$ pour le frêne (Rota et al. in prep.). Nous pouvons spéculer que le taux de C. *africana* serait aussi variables selon les litières. La différence de masse foliaire dans les sacs FM et GM des litières de *Millettia zechiana* à Noulava à 14 jours d'immersion, c'est-à-dire la perte de masse due aux macroinvertébrés, serait approximativement égale à la consommation de *Caridina africana*, ceux-ci étant les seuls déchetiers, et expliquerait près de 38 % de perte de masse. Ces estimations ne donnent qu'une indication sur la contribution potentielle de ces crevettes d'eau douce dans la décomposition de la litière, en particulier lorsqu'elles dominent les assemblages de déchetiers, même si elles ne contribuent qu'à une petite partie de la perte totale de masse dans la présente étude.

En résumé, la faible diversité des invertébrés et leur très faible contribution à la décomposition des feuilles par rapport aux micro-organismes, comparés à leurs homologues tempérés, dans la présente étude, étaient conformes aux modèles globaux rapportés (par exemple, Boyero et al. 2011). La perte de masse observée dans les GM comparée à celle dans les FM montre une faible différence, indiquant que la décomposition dans ces cours d'eau résulterait en grande partie de l'activité microbienne (i.e. les hyphomycètes aquatiques). Ces observations soutiennent en partie les conclusions faites par Irons et al. (1994) suggérant une faible implication des déchiqueteurs et une forte activité microbienne à de basses latitudes.

Ces résultats ne permettent pas de faire une généralisation quelconque puisque c'est la toute première étude conduite dans cette zone de l'Afrique. Une expérimentation avec d'autres espèces de litière dans d'autres cours d'eau de la région semble nécessaire.

Chapitre V. Décomposition des litières en cours d'eau de savane guinéenne.

Ce chapitre est un manuscrit en préparation pour *Inland Waters*

Résumé

De nombreux cours d'eau boisés sont des écosystèmes hétérotrophes où les apports de litières sont une majeure source majeure d'énergie. Nous avons examiné la décomposition de deux espèces de litière, *Pterocarpus santalinoides* (Fabaceae) et *Alchornea cordifolia* (Euphorbiaceae) dans deux cours d'eau Djodon et Boutroun du bassin de la rivière Milo (Haute-Guinée). Ces cours d'eau ont un régime pluvial, s'asséchant pendant une période de l'année. Des feuilles mortes des deux espèces ont été exposées dans les cours d'eau durant une période de deux mois (du 14 juillet au 12 septembre 2015). La température, le pH, la conductivité et les teneurs en oxygène dissous et en nutriments (nitrates et phosphates) ont été mesurés. Nous avons déterminé la composition chimique initiale des feuilles (N, C, P, C/N, lignine et cellulose) et l'évolution des teneurs en C et N durant le processus. Les teneurs en ergostérol, les taux de sporulation des hyphomycètes aquatiques ainsi que la structure et la composition des assemblages d'hyphomycètes aquatiques et de macroinvertébrés associés aux feuilles ont été examinés. Les deux espèces de feuilles se sont rapidement décomposées avec des taux de décomposition variant entre 0,028 et 0,065 j⁻¹, respectivement pour *Pterocarpus* dans Djodon et *Alchornea* dans Boutroun. Ces taux élevés étaient probablement dus aux températures élevées prévalant dans nos cours d'eau (25-26°C) qui ont favorisé l'activité biologique. Toutefois, les invertébrés étaient peu représentés et les déchiquiteurs absents alors que la biomasse fongique, telle que déterminée par l'ergostérol, était très forte (jusqu'à 0,92 et 0,37 mg/g de masse organique de litière, respectivement sur *A. cordifolia* et *P. santalinoides*), suggérant que les champignons (hyphomycètes aquatiques) contribuaient quasi-exclusivement à la perte de masse de litières. La composition chimique initiale des feuilles, telle les concentrations en lignine et en calcium, pourrait expliquer les différences observées dans les taux de dégradation des deux essences. La décomposition rapide des feuilles, combinée avec une influence faible ou négligeable des déchiquiteurs est conforme aux conclusions d'études antérieures aux mêmes latitudes. Il apparaît que la contribution des invertébrés à la décomposition des litières est très variable entre les cours d'eau de différentes régions tropicales. Il reste que l'importante activité fongique conduisant à une décomposition rapide semble être un trait de ce processus dans les cours d'eau tropicaux. Enfin, à la différence des rivières temporaires des milieux tempérés, la décomposition de litières caractérisées par de fortes teneurs en N et P est ici suffisamment rapide pour ne pas être affectée par l'intermittence des débits.

Mots clés : Décomposition, macroinvertébrés, déchiquiteurs, hyphomycètes aquatiques, cours d'eau temporaires.

Introduction

Beaucoup de cours d'eau de tête de bassin à couverture végétale qu'ils soient de forêt ou de savane, reçoivent d'importants apports de débris organiques. Ces écosystèmes sont en général hétérotrophes. Dans de tels écosystèmes, les apports allochtones excèdent généralement la production primaire (Webster et al. 2006), la lumière solaire étant limitée par la présence de la canopée. La matière organique allochtone telle que les litières de feuilles provenant de la végétation riveraine constitue ainsi une importante source d'énergie pour le système (Webster et Benfield, 1986 ; Wallace et al. 1997 ; Tank et al. 2010). La décomposition des litières végétales est un processus central dans le bilan de matière organique de ces écosystèmes (Webster et Benfield, 1986 ; Abelho, 2001). Une fois dans le cours d'eau, cette matière organique est transformée par une combinaison de processus biotiques et abiotiques incluant le lessivage de composés hydrosolubles de la feuille, la fragmentation physique (Webster et Benfield, 1986 ; Gessner et al. 1999), la décomposition par les champignons tels les hyphomycètes aquatiques, et les bactéries (Bärlocher 1992) et l'activité de consommation par les macroinvertébrés détritivores (Wallace & Webster, 1996 ; Gessner et al. 1999 ; Tank et al. 2010). Evidemment, chacun de ces trois groupes (bactéries, hyphomycètes aquatiques et macroinvertébrés déchetiqueurs) joue un rôle significatif dans le processus de la décomposition de la litière (Webster et Benfield, 1986 ; Suberkropp, 1992 ; Gessner et al. 1999). Les champignons, tels les hyphomycètes aquatiques, sont considérés comme les principaux décomposeurs microbiens dans les cours d'eau (Bärlocher, 1992 ; Gessner, 1997 ; Gessner et al. 1997 ; Hieber & Gessner, 2002). Les macroinvertébrés déchetiqueurs sont connus pour contribuer fortement à la dégradation de la litière en milieu tempéré (Webster & Benfield 1986; Graça 2001). Ces processus ont été bien étudiés en régions tempérées (Abelho, 2001). Bien que les apports de litières soient très importants dans les régions tropicales (Dobson et al. 2002), ce processus y a reçu moins d'attention. La plupart de telles études ont porté sur l'un, l'autre ou les deux types de facteurs contribuant à la décomposition des litières : facteurs internes (qualité du matériel végétal) et externes (influence de l'environnement). D'une part, l'examen de la qualité de la litière a conduit à des conclusions divergentes. Ainsi son influence est plus faible sous les tropiques qu'à des latitudes élevées (Makkonen et al. 2012 ; Garcia-Palacios et al. 2016) alors que Yuan & Chen (2009) trouvent que la teneur en azote (N) était toujours plus élevée et le phosphore (P) plus faible dans les litières par rapport à d'autres biomes, suggérant que P peut être limitant pour l'activité des décomposeurs. D'autre part, selon Irons et al. (1994), la contribution relative des deux principaux types de décomposeur, macroinvertébrés déchetiqueurs et champignons, tendrait à varier le long d'un gradient latitudinal, les premiers étant dominants en régions tempérées et les seconds l'étant sous les tropiques. Ces tendances sont plutôt bien confortées par les résultats d'une étude globale (Boyero et al. 2012), mais ces conclusions sont généralement tirées d'un nombre limité de cours d'eau tropicaux qui présentent en outre une grande variabilité des taux de décomposition (Boyero et al. 2015) et de l'importance relative des

macroinvertébrés décheteteurs (Boyero et al. 2009). Wantzen & Wagner (2006) concluent que la décomposition des litières par les invertébrés apparaît généralement plus importante en milieu tempéré que dans les zones tropicales. Plusieurs auteurs ont attribué la remarquable activité microbienne sous les tropiques à une élévation de la température (Rosemond et al. 1998 ; Mathuriau & Chauvet, 2002) sous les tropiques. Plusieurs autres raisons d'une faible activité des invertébrés ont été évoquées : la dureté des feuilles (Goncalves et al. 2007) et leur forte concentration en composés réfractaires dont les tannins (Stout, 1989). Par ailleurs, les caractéristiques des cours d'eau peuvent affecter le processus de décomposition ainsi que les organismes décomposeurs impliqués en particulier les invertébrés.

Dans beaucoup de cours d'eau tropicaux saisonniers, les fortes pluies lessivent une grande part de la litière accumulée dans le lit pendant la période de basses eaux (Pearson & Tobin, 1989). Dans de tels cas, une grande quantité de feuilles peut être transportée hors des petits cours d'eau (Mathooko et al. 2001) ou décomposée dans les zones humides et le long des plaines inondables de grandes rivières (Wantzen et Junk, 2000). On pourrait donc s'attendre à une rareté de la ressource pour les organismes décomposeurs dans de tels écosystèmes comme mentionné par Yule (1996) en Papouasie Nouvelle Guinée.

La contribution relative des invertébrés au cycle de la matière organique peut varier entre les cours d'eau dans différentes régions géographiques. Très peu d'informations sur la décomposition des litières sont disponibles en Afrique de l'Ouest, région caractérisée par une grande variabilité éco-climatique. Une étude récente a relevé des taux de décomposition élevés, probablement en raison d'une teneur des feuilles en N très élevée et d'une forte activité fongique surpassant celle des macroinvertébrés dans les cours d'eau de basse altitude la prédominance des champignons sur les macroinvertébrés dans des cours d'eau à basse altitude en Guinée Forestière (Tenkiano & Chauvet 2017 ; cf. Chapitre IV). Dans ces rivières, les crustacés Atyidae (*Caridina africana*) étaient les principaux décheteteurs associés aux feuilles en décomposition. Contrairement à la Guinée Forestière, la Haute-Guinée est une région de savane où certains petits cours d'eau s'assèchent pendant la saison sèche. Cependant, tout comme ceux de Guinée Forestière, ces cours d'eau reçoivent d'importants apports de litières provenant de la ripisylve. Des auteurs suggèrent que les assèchements des lits peuvent influencer à la fois les organismes des cours d'eau par la modification de leurs habitats ainsi que les processus clés de l'écosystème (Datry et al. 2012). Ainsi, certains auteurs montrent que la décomposition est très lente dans les cours d'eau temporaires (par. ex., Maamri et al. 1997).

Les données sur la décomposition des litières et les organismes impliqués dans les cours d'eau de savane sont d'une valeur inestimable compte tenu de la très grande étendue de ce biome. La seule région de savane tropicale où ce processus écosystémique a attiré une certaine attention est le Cerrado au centre du Brésil (Gonçalves et al. 2006; Wantzen & Wagner 2006). Dans le Cerrado, la décomposition des feuilles est ralentie par la rareté des décheteteurs et

les très faibles teneurs en nutriments dissous dans l'eau (Goncalves et al. 2007). Cependant, même pour cette région, les informations restent rares et les résultats ne peuvent être étendus à d'autres cours de savane en raison des particularités du Cerrado. Le manque de connaissances sur les cours d'eau de savane est particulièrement préjudiciable en raison de leur représentativité sous les tropiques, en particulier en Afrique de l'Ouest.

L'objectif de notre étude est, à partir d'une expérience de terrain, de décrire le processus de décomposition de deux espèces de litières, *Alchornea cordifolia* (Euphorbiaceae) *Pterocarpus santalinoides* (Fabaceae) communes dans deux cours d'eau temporaires de savane guinéenne et de caractériser les différents organismes impliqués et leur importance dans ce processus. Pour ce faire, nous émettons les hypothèses suivantes : 1) la décomposition des litières serait rapide en raison des fortes températures et de la bonne qualité des litières et 2) la décomposition serait davantage contrôlée les microorganismes que par les invertébrés, ces derniers particulièrement limités ici par le caractère temporaires des écoulements.

Sites d'étude

La présente étude de décomposition des litières a été conduite dans deux cours d'eau de faible numéro d'ordre, Djodon (latitude : 10°30'219 N et longitude, 009°28'270° W ; altitude 374m) et Boutroun (latitude : 10°41'764° N et longitude 009°28'958°W ; altitude 378 m), appartenant au bassin hydrographique de la rivière Milo (Région de Haute Guinée).

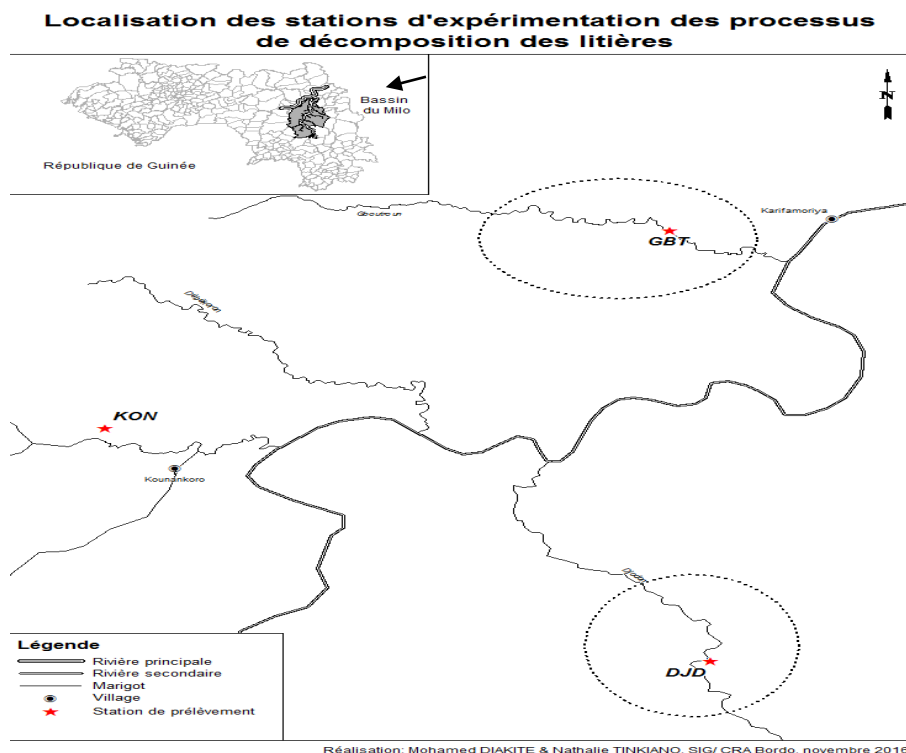


Figure V. 27. Localisation des sites d'étude (entourés de pointillés : GBT = Boutroun et DJD, Djodon)

La largeur moyenne de la rivière au niveau des stations d'étude était de 2, 5 et 5 m, et les hauteurs de l'eau mesurées au début de l'expérience 22 cm et 35 cm respectivement à Boutroun et Djodon. Ces hauteurs d'eau pouvaient toutefois varier dans le temps en fonction des quantités de pluie. Ce sont des cours d'eau de plaine, caractérisés par un régime saisonnier pluvial mais bénéficiant d'une pluviométrie relativement peu abondante (1500 mm par an) et avec des températures de l'air élevées (en moyenne 32°C). Le substrat est constitué en général de sable, de gravier et, de limon ainsi que d'argile en quelques endroits. Ils sont bordés d'une végétation riveraine boisée plus ou moins importante, constitués de lignées et d'herbacées. Les principales essences végétales sont entre autres : *Pterocarpus santalinoides*, *Alchornea cordifolia*, *Macaranga heterophylla*, *Vitex doniana*, *Detarium senegalensis*, *Mimosa pigra*, *Uapaka heudelotii*, *Parinari congoensis* et *Ficus capensis*. On note également la présence d'une végétation aquatique (algues vertes, macrophytes). Les deux cours d'eau sont le plus souvent victimes d'assèchements localisés pouvant affecter certains secteurs de l'amont à l'aval. Ce phénomène est plus accentué à Boutroun compte tenu de sa largeur plus réduite qui est une des principales caractéristiques principale de la majorité des cours d'eau de la région. Djodon et Boutroun sont plus ou moins soumis à des pressions anthropiques telles que l'agriculture avec utilisation d'intrants (herbicides et engrais chimique), le prélèvement d'eau pour des fins de maraîchage, la confection des briques (en saison sèche) et divers usages domestiques (lavage de la vaisselle, du linge et engins motorisés). Ils constituent aussi des abreuvoirs pour le bétail (vaches en général).

Méthodes

1. Mesure des paramètres physico-chimiques de l'eau

Au niveau de chaque station d'étude, des paramètres de l'eau ont été mesurés : le pH, l'oxygène dissous et la conductivité, ont été mesurés à l'aide d'un appareil multi-sonde WTW. La température a été mesurée à partir d'un enregistreur automatique de température (HOBO UA-001-64, Bourne, MA, USA) placé dans le courant d'eau. Ce dispositif a le potentiel d'enregistrer la température toutes les 30 mn. Les concentrations en nitrates et phosphates ont été déterminées par la spectrophotométrie (AL800, Aqualytic, Dortmund, Allemagne).

2. Décomposition

L'expérience de décomposition des litières a été réalisée dans deux cours d'eau du bassin du Milo, pendant la saison pluvieuse entre le 14 Juillet et le 8 septembre 2015, juste après remise en eau de ces systèmes. Des litières provenant de deux essences de la végétation riveraine, *Pterocarpus santalinoides* (Fabaceae) et *Alchornea cordifolia* (Euphorbiaceae) ont été utilisées. Les feuilles mortes ont été collectées entre mars et avril 2015 après abscission, triées et séchées séparément à température ambiante dans une salle aérée et propre. Des lots 5 g de chaque ont alors été préparés et placés dans des sacs de décomposition de dimension 20 x 15

cm mais de mailles différentes : sacs à fines mailles FM (0,5 mm) et sacs à grosses mailles, GM (9 mm). Au total, pour chacune des deux essences utilisées, 48 sacs GM et 48 sacs FM ont été conçus et placés dans les cours d'eau. Cinq lots de 5 g par espèce de litière ont également été préparés, séchés dans une étuve à 105°C pendant 48 h et pesés. Ces litières ont servi à la détermination de la masse sèche initiale à T_0 et à la composition chimique initiale des litières. Pour chaque station, 48 sacs ont ainsi été installés, soit 24 GM et 24 FM, dont 12 sacs par espèce, type de maille et rivière, à l'aide de cordelette et de barre de fer et le plus souvent par ajout de blocs de pierre pour éviter que les sacs ne flottent pendant leur séjour dans l'eau. Pour chaque station, trois zones d'implantation des sacs appelées blocs ont été choisies. Les sacs ont été alors retirés de l'eau à des intervalles de temps réguliers après 14, 28, 42 et 56 jours suivant l'immersion. A chaque date de retrait et pour chaque station, trois répliques de sacs de chaque essence sont retirés et placés individuellement dans des sacs plastiques zip contenant de l'eau de la rivière et transportés au laboratoire pour leur traitement ultérieur. Au laboratoire, la litière contenue dans les sacs GM et FM a été nettoyée avec de l'eau du robinet afin de la débarrasser de tous les débris et sédiments. Les macroinvertébrés présent dans les sacs GM ont été triés et conservés dans de l'éthanol à 70% avant leur identification. Dans chaque sac FM, nous avons prélevé au hasard des feuilles sur les quelles 10 disques de feuilles ont été coupés à l'aide d'un emporte-pièce (12 mm de diamètre). Cinq de ces 10 disques de feuilles ont été utilisés pour la détermination de la biomasse fongique (dosage de l'ergostérol), les cinq autres pour la mesure de la production de conidies (sporulation).

1. Communautés fongiques associées aux litières.

a. Sporulation

Les cinq disques de feuilles ont été placés dans des boîtes de pétri contenant 20 ml de l'eau de rivière filtrée. Les échantillons ont alors été incubés pendant 48h sous agitation constante grâce à un agitateur orbital (100 tours par mn) dans une salle aérée afin d'induire la production de conidies. 10 ml de la suspension de chaque échantillon contenant les spores d'hyphomycètes aquatiques produites ont été filtrés sur une membrane filtre Millipore (5,0 μ m de porosité). Les conidies ont ainsi été piégées sur les filtres, lesquels ont été ensuite placés dans de petites boîtes de Pétri et fixés au bleu Trypan (à 0,1%, dans 60% d'acide lactique). Les filtres ont ensuite été mis entre lame et lamelle et observés au microscope au grossissement X200 (voir Bärlocher, 2005). Les spores d'hyphomycètes aquatiques ayant colonisé les feuilles ont été identifiées et comptées. La structure des communautés d'hyphomycètes aquatique, leur taux de sporulation et l'abondance relative des espèces ont été déterminés. Les disques de feuilles retirés de la suspension ont été séchés à 105°C pendant 48 h et pesés, et leur masse ajoutée à celle de l'échantillon de feuilles correspondant pour la détermination de la masse sèche finale.

b. Biomasse fongique : dosage de l'ergostérol

L'ergostérol est un constituant de la membrane cellulosique des champignons, utilisé comme indicateur de l'activité des hyphomycètes aquatiques associés aux feuilles en décomposition dans les cours d'eau (Gessner & Schmitt, 1996). Dans la présente étude, la méthode proposée par Gessner & Schmitt (1996) et Gessner (2005b) a été légèrement modifiée. Les disques de feuilles fraîchement coupés ont été placés dans des fioles contenant chacune 5 ml de mélange Méthanol- Hydroxyde de Potassium (MeOH-KOH), sans passer par le congélateur et le lyophilisateur. Ils ont été stockés dans l'obscurité à température modérée jusqu'à l'extraction réalisée à EcoLab (Toulouse). L'extraction a été effectuée dans ce mélange pendant 30 mn à 80°C (au bain-marie) et 30 mn à 4°C (réfrigérateur) suivie d'une purification en phase solide en utilisant des cartouches SPE (Oasis HLB 3cc). L'ergostérol récupéré dans l'isopropanol a été dosé en phase liquide par chromatographie liquide haute performance (HPLC) (Gessner & Schmitt, 1996). La biomasse mycélienne colonisant les litières a été exprimée en masse d'ergostérol par masse organique (AFDM). Les disques de feuilles ont ensuite été séchés à 105°C pendant 24 h et pesés. Comme pour la sporulation, ces masses ont été ajoutées à celles des feuilles restantes pour le calcul de la masse sèche finale.

2. Macroinvertébrés associés aux litières

Les macroinvertébrés ont été triés identifiés sous une loupe binoculaire à l'aide de la clé d'identification proposée par Durand et Lévêque (1980, 1981). Les invertébrés ont été alors assignés à des groupes fonctionnels trophiques (Cummins et 1979 ; Wallace & Webster, 1996) à partir des données de la littérature Tachet et al. (2010), Durand et Lévêque (1980, 1981).

3. Détermination de la composition chimique initiale des litières

Cinq sous-échantillons de 50 mg de chaque espèce ont été utilisés pour l'analyse élémentaire des litières. Le carbone et l'azote contenus dans les feuilles ont été déterminés en utilisant la technique d'analyseur élémentaire dans un Flash 2000 Thermo Fisher (NF ISO 10694 ; NF ISO 13878 ; NF EN 13137). Le phosphore par spectrométrie au molybdate d'ammonium. Les contenus en Mg et Ca ont été déterminés sur cinq aliquots de 100 mg dans des tubes en polypropylène (Digitubes, SCP Science France, Courtabœuf) auxquels ont été ajoutés 4 ml de HNO₃ ultrapur (65-67% optima grade Sigma Aldrich) et qui ont été ensuite chauffés sur une plaque chauffante à 90 °C pendant une nuit. Après digestion, les solutions ont été diluées avec de l'eau ultrapure (mQ system –Millipore) avant détermination des concentrations en Mg et Ca à l'aide d'un Thermo Electron IRIS Intrepid II ICP-OES. Les témoins ont révélé des teneurs négligeables et des matériaux de référence (feuilles de pommier NIST et feuilles du roseau *Phragmites communis* WEPAL-IPE-176) ont été utilisés pour vérifier le taux de récupération et de garantir la qualité des résultats. La lignine et la cellulose ont été déterminées suivant la procédure proposée par Goering et Van Soest en 1970 (Gessner, 2005) sur cinq répliques d'échantillon de chaque essence.

4. Détermination de la perte de masse

Les litières restantes des sacs GM et FM ont été séchées pendant 48h à 105°C et pesées. Ces litières ont ensuite été broyées dans un broyeur Micro-Culatti (tamis de 2mm) et un aliquot de 250 mg a été brûlé dans un four à moufle pendant 3h à 550°C pour déterminer le contenu organique et la masse sèche sans cendre (AFDM) de chaque échantillon.

5. Analyses des données

La perte de masse organique (AFDM) dans le temps a été adaptée au modèle exponentiel :

$M_t = M_0 e^{-kt}$ où M_t est la masse restante au temps t , M_0 la masse initiale à t_0 , k le taux de décomposition et t le temps d'exposition en jours (Boulton & Boon, 1991). Les taux de décomposition ont été estimés par régression non-linéaire avec les proportions des masses organiques restantes. L'analyse de covariance ANCOVA a été utilisée pour comparer les taux de décomposition des deux espèces de litières dans les deux rivières. Le test t-de Student a été utilisé pour comparer les pics d'ergostérol. Ces tests ont été réalisés avec le logiciel XLSTAT 2015.2.02.

Résultats

1. Paramètres physico-chimiques de l'eau

Les valeurs des différents paramètres mesurés au cours de cette expérience de décomposition sont résumées dans le tableau V.1. L'eau tendait à la neutralité, l'oxygène était proche de la saturation, la température et les teneurs en nitrates et phosphate étaient similaires pour les deux stations. Les températures enregistrées durant l'expérience étaient relativement stables sur le Djodou mais les variations nycthémérales étaient fortes sur le Boutroun. La conductivité était plus élevée à Djodou.

Tableau V.1. Caractéristiques des cours d'eau étudiés

| Paramètres/Sites | Djodou | Boutroun |
|--------------------------|--------|----------|
| pH | 6,54 | 6,33 |
| Conductivité (µs/cm) | 29,9 | 15,2 |
| O ₂ (mg/l) | 7,04 | 6,83 |
| Température (°C) | 25,46 | 26 |
| N-NO ₃ (mg/l) | 0,023 | 0,003 |
| P-PO ₄ (mg/l) | 0,12 | 0,33 |

2. Composition chimique initiale des feuilles.

Les concentrations initiales des nutriments dans les feuilles de *Pterocarpus santalinoides* et *Alchornea cordifolia* sont présentées dans le tableau V.2. Les deux espèces de litières particulièrement *Pterocarpus santalinoides* montraient des teneurs initiales en nutriments très élevées. Le pourcentage en azote était de $2,36 \pm 0,20$ % et $3,06 \pm 0,05$ % résultant en un rapport C/N de 22,2 et 17,2, respectivement pour *Alchornea* et *Pterocarpus*. La teneur en phosphore (P) était respectivement de $0,137 \pm 0,001$ % et $0,179 \pm 0,001$ % pour *Alchornea* et *Pterocarpus*. Les mêmes différences apparaissaient dans leur composition en magnésium (Mg) avec respectivement $0,192 \pm 0,006$ % et $0,270 \pm 0,010$ %, respectivement. Cependant, le calcium montrait la tendance contraire avec $1,500 \pm 0,192$ % et $0,401 \pm 0,020$ % respectivement pour *Alchornea* et *Pterocarpus*. De façon similaire, la concentration initiale des feuilles en composés structuraux était plus élevée dans *Pterocarpus* (cellulose : $28,3 \pm 1,5$ % ; lignine : $34,3 \pm 0,8$ %) que dans *Alchornea* ($20,5 \pm 1,0$ % et $22,5 \pm 0,2$ %, respectivement). Au cours de la décomposition, en général, les teneurs en azote augmentaient rapidement puis diminuaient vers la fin de l'expérience. Dans l'une et l'autre des stations étudiées, on a assisté à un gain d'azote notamment au cours des quatre semaines suivant l'immersion des sacs. Au début, les deux espèces de feuilles contenaient des pourcentages de carbone très voisins (52,2 et 50,8 respectivement pour *Pterocarpus santalinoides* et *Alchornea cordifolia*). Ces teneurs en carbone diminuaient régulièrement avec le temps d'exposition des feuilles dans les cours d'eau pour les deux essences de litières qui passaient à 39% pour *Pterocarpus* et à 36-24% pour *Alchornea*. Cependant, pour *Pterocarpus santalinoides* on a constaté une légère augmentation vers la fin de l'expérience à partir de la sixième semaine avec un maximum de 62% à 56 jours. Durant les deux premières semaines d'expérience, on a observé une chute brutale du rapport C/N des feuilles d'*Alchornea cordifolia* qui est passé de 22,2 à 16-13, puis augmentait rapidement notamment sur le Djodon. Pour *Pterocarpus* on a constaté une légère diminution du C/N pendant les quatre premières semaines (de 17,2 à 14) mais qui est devenu relativement stable par la suite dans les deux stations (figure V.3).

Tableau V.2. Concentrations initiales des feuilles d'*Alchornea cordifolia* et *Pterocarpus santalinoides* en C, N, C/N, P, Mg, Ca, lignine et cellulose

| Constituants (%) | <i>Alchornea cordifolia</i> | <i>Pterocarpus santalinoides</i> |
|------------------|-----------------------------|----------------------------------|
| C | $50,8 \pm 0,9$ | $52,6 \pm 0,43$ |
| N | $2,4 \pm 0,20$ | $3,1 \pm 0,05$ |
| C:N | $22,2 \pm 4,13$ | $17,2 \pm 0,68$ |
| P | $0,137 \pm 0,001$ | $0,179 \pm 0,001$ |
| Mg | $0,192 \pm 0,006$ | $0,270 \pm 0,010$ |
| Ca | $1,500 \pm 0,192$ | $0,401 \pm 0,020$ |
| Lignine | $22,5 \pm 0,2$ | $34,3 \pm 0,8$ |
| Cellulose | $20,5 \pm 1,0$ | $28,3 \pm 1,5$ |

3. Perte de masse

Les deux espèces de litières se sont décomposées rapidement dans les cours d'eau étudiés. Une perte importante de masse est intervenue dès les deux premières semaines où 57% et 61% de masse sèche restaient pour *Pterocarpus*, respectivement sur Boutroun et Djodon. 42% et 49% restaient pour *Alchornea* respectivement sur Boutroun et Djodon. *Pterocarpus* avait perdu 52% et 48% de sa masse initiale respectivement à Djodon et Boutroun à quatre semaines d'exposition alors que cette perte pour *Alchornea* était de 68% au niveau des deux stations. A la fin de l'expérience, après huit semaines d'immersion, 25% et 43% de masse sèche était restante pour *Pterocarpus*, 6% et 17% pour *Alchornea*, respectivement à Djodon et Boutroun. La décomposition était relativement plus rapide dans les sacs GM que dans les FM dans les deux stations mais cette différence restait faible. Les taux de décomposition étaient similaires pour *Alchornea* dans les deux stations ($k = 0,065$ et $0,056 \text{ j}^{-1}$, respectivement à Boutroun et Djodon). *Pterocarpus* s'est également décomposé à des taux comparables dans les deux stations ($k = 0,029$ et $0,028 \text{ j}^{-1}$, respectivement à Boutroun et Djodon). Les taux de décomposition des deux essences étaient significativement différents (ANCOVA, $p < 0,05$)

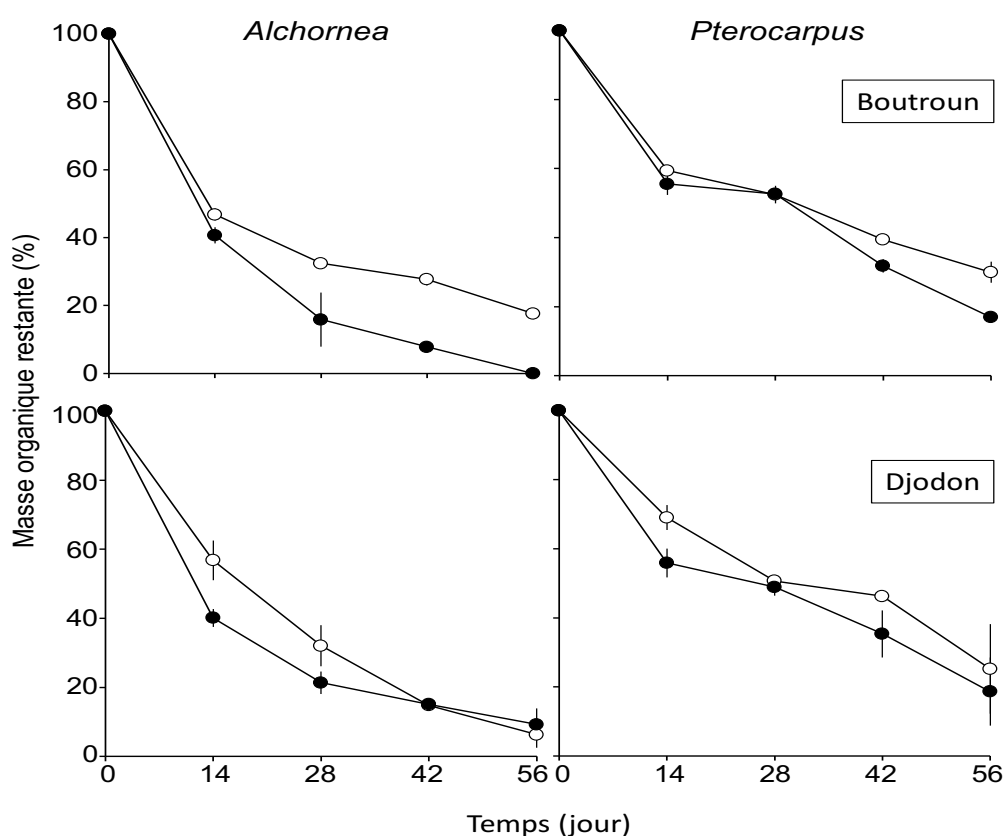


Figure V. 28. Perte de masse de litières de *Pterocarpus santalinoides* et *Alchornea cordifolia* dans les stations durant l'étude

4. Hyphomycètes aquatiques associées aux feuilles.

Les feuilles de *Pterocarpus santalinoides* et d'*Alchornea cordifolia*, collectées après abscision et séchées à l'air, contenaient une quantité minime d'ergostérol avant leur exposition dans le cours d'eau, indiquant que la colonisation des feuilles par les communautés fongiques était négligeable au début de l'expérience. Durant la décomposition dans les cours d'eau, les concentrations en ergostérol des feuilles augmentaient rapidement atteignant le pic dès la 2^{ème} et 6^{ème} semaine d'exposition pour *Alchornea* (9 µg/g et 4,2 µg/g AFDM) et la 4^{ème} semaine pour *Pterocarpus* (3,7 µg/g AFDM) respectivement à Boutroun et Djodon. Les quantités d'ergostérol étaient significativement différentes entre les deux espèces (t-Student ; p= 0,001). Les feuilles d'*Alchornea* montraient les valeurs les plus fortes.

Tableau V.5. Hyphomycètes aquatiques identifiés sur les feuilles d'*Alchornea cordifolia* et *Pterocarpus santalinoides* durant la période d'étude

Espèces

| |
|---|
| <i>Anguillospora longissima</i> (Sacc. and Syd) Ingold |
| <i>Beltrania rhombica</i> Penzig |
| <i>Campylospora chaetocladia</i> Ranzoni |
| <i>Clavariana aquatica</i> Nawawi |
| <i>Clavariopsis aquatica</i> De Wildeman |
| <i>Clavariopsis brachycladia</i> Tubaki |
| <i>Camposporium pellucidum</i> (Grove) Hughes |
| <i>Flabellospora acuminata</i> Descales |
| <i>Lateriramulosa-uni inflata</i> Matsushima |
| <i>Lunulospora curvula</i> Ingold |
| <i>Lunulospora cymbiformis</i> Miura |
| <i>Mycocentrospora sp</i> |
| <i>Pyramidospora densa</i> Alasoadura |
| <i>Tripospermum camelopardus</i> Ingold, Dann and McDougall |
| <i>Tripospermum myrti</i> (Lind.) Hughes |
| <i>Triscelophorus acuminatus</i> Nawawi |
| <i>Triscelophorus monosporus</i> Ingold |
| Total=17 |

Les assemblages d'hyphomycètes aquatiques étaient identiques sur les deux espèces de litières. Au total, 17 espèces d'hyphomycètes aquatiques ont été identifiées sur les feuilles de *Pterocarpus santalinoides* et *Alchornea cordifolia* en décomposition (tableau 3). Cinq d'entre

elles contribuaient significativement à la production de conidies ; ce sont *Clavariopsis brachycladia*, *Lunulospora cymbiformis*, *Tripospermum myrti*, *Triscelophorus acuminatus* et *Triscelophorus monosporus*. Les taux de sporulation, la biomasse fongique (ergostérol) et l'évolution du C/N au cours de la décomposition sont présentés à la figure V3. Les taux de sporulation étaient en général faibles compte tenu de la biomasse mycélienne élevée (ergostérol). La sporulation sur les deux essences présentait en général la même allure que pour l'ergostérol, dans les deux stations sur *Pterocarpus santalinoides*. Le pic de production a été atteint sur *Pterocarpus santalinoides* à 28 jours d'exposition (0,1 et 0,6 spore par µg de masse organique de litière), respectivement à Boutroun et Djodon. La production de spores sur *Alchornea cordifolia* a atteint son maximum à 28 et 42 (0,1 et 0,7 spore par µg de masse organique de litière), respectivement à Boutroun et Djodon.

5. Macroinvertébrés associés aux litières

Dans la présente expérience de décomposition des litières, les macroinvertébrés benthiques étaient presque absents. Ils étaient très peu diversifiés et très peu abondants. Neuf individus au total ont été identifiés, appartenant à deux taxons : 6 Baetidae (Ephéméroptères) et 3 Dytiscidae (Coléoptères). Il s'agissait des collecteurs et des prédateurs ; les déchiqueteurs étaient absents.

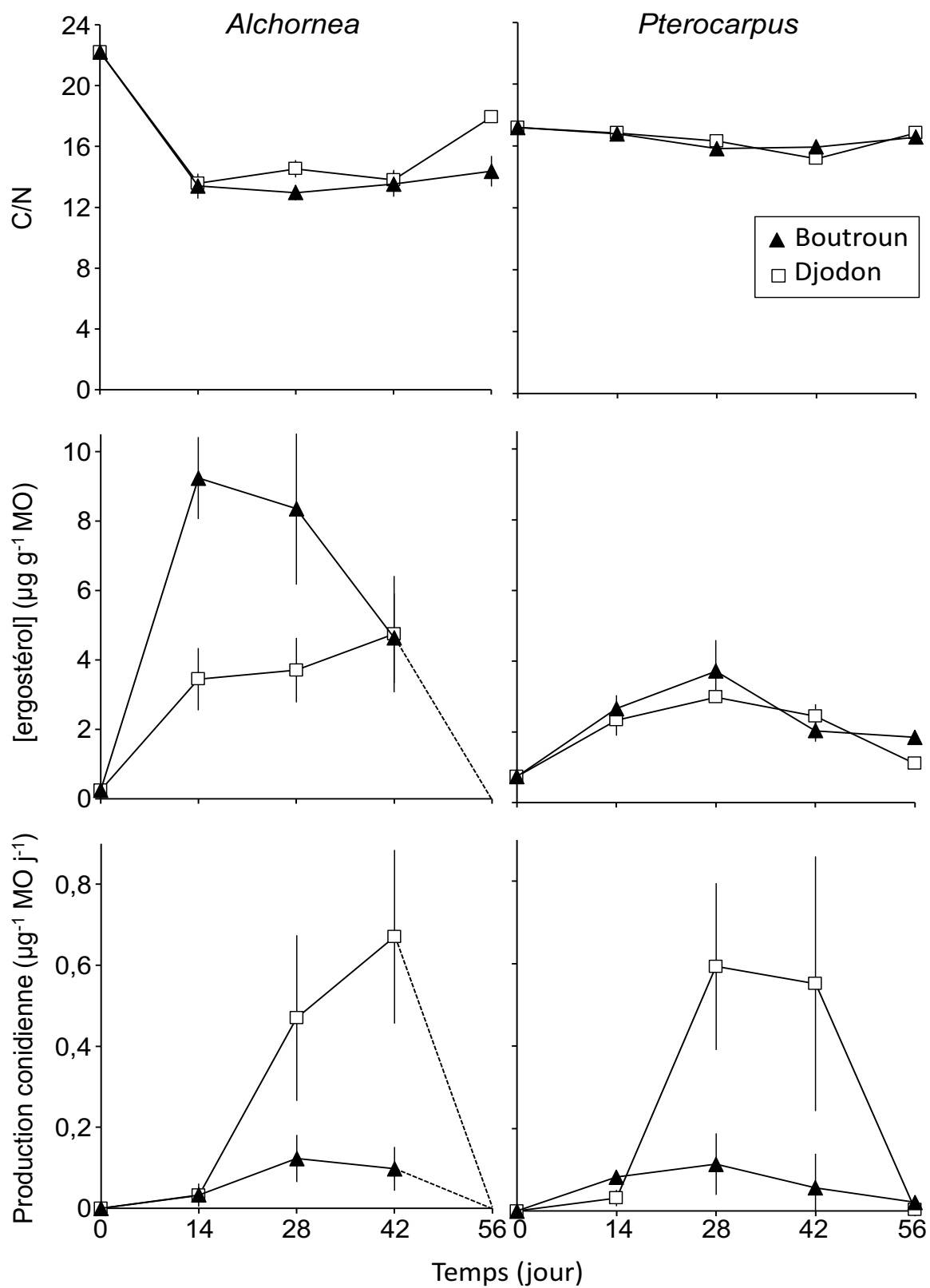


Figure V.29. Rapport C/N, concentration d'ergostérol et taux de sporulation sur les litières de *Pterocarpus* et *Alchornea* en décomposition durant l'étude

Discussion

Les feuilles de *Pterocarpus santalinoides* (Fabaceae) et d'*Alchornea cordifolia* (Euphorbiaceae) se sont décomposées rapidement dans les cours d'eau étudiés ($k = 0,028$ et $0,060 \text{ j}^{-1}$ respectivement) d'après les catégories définies par Petersen et cummins (1974), comme cela a été observé dans d'autres zones tropicales (Crowl et al. 2006 ; Mathooko et al. 2000 ; Dobson et al. 2003 ; Mathuriau & Chauvet, 2002 ; Tenkiano et Chauvet, 2017). Nos résultats sont ainsi cohérents avec les observations antérieures selon lesquelles la décomposition des litières est plus rapide dans les tropiques (Irons et al. 1994 ; Rosemond et al. 1998), ce phénomène étant attribué aux températures élevées et relativement stables (Mathuriau & Chauvet, 2002). Les hautes températures enregistrées dans nos cours d'eau au cours de l'étude (25°C en moyenne) jouent probablement un rôle majeur dans le contrôle de l'activité des microorganismes associés aux feuilles (Irons et al. 1994 ; Mathuriau & Chauvet, 2002). Par ailleurs, des auteurs ont suggéré que le processus de décomposition des litières était ralenti dans les rivières temporaires (Maamri et al. 1997). Nos résultats sont contraires aux observations de ces auteurs puisque les litières se sont rapidement décomposées dans nos cours d'eau de savane.

Le processus de décomposition des litières dans les cours d'eau est influencé par un certain nombre de facteurs : les caractéristiques intrinsèques (physique et chimique) de la litière et les facteurs environnementaux. Pour ce qui concerne le premier type de facteurs, les teneurs en nutriments (azote et phosphore) et la teneur en substances réfractaires (lignine et tannins) sont en effet deux aspects essentiels pour estimer la qualité d'une litière (Webster et Benfield, 1986 ; Gessner & Chauvet, 1994 ; Ostrofsky, 1997).

Les deux essences ne se décomposaient pas à la même vitesse dans nos cours d'eau et ces différences sont globalement cohérentes avec leurs différences de qualité notamment leur composition chimique initiale et leur texture, probablement seraient dues à la différence de qualité de la litière, en général, leur composition chimique initiale et leur texture.

L'azote est connu pour être un bon prédicteur des taux de décomposition, des taux élevés de décomposition correspondant aux feuilles riches en azote (Canhoto & Graça, 1996 ; Cornelissen, 1996 ; Taylor et al. 1989).

Toutefois dans notre étude, l'azote ne rend pas réellement compte des différences constatées dans les taux de dégradation des deux espèces de feuilles. Les feuilles sénescents de *Pterocarpus santalinoides* et d'*Alchornea cordifolia* contenaient respectivement 3,1% et 2,4% de N. ces teneurs sont parmi les plus élevées de celles mentionnées pour les essences tropicales (cf. (Mathuriau & Chauvet, 2002 ; Gonçalves et al. 2007). Or, les feuilles de *Pterocarpus santalinoides* dont la teneur initiale en azote était la plus élevée se sont décomposées moins vite que celles d'*Alchornea cordifolia*.

De la même façon, le rapport C/N est fréquemment utilisé, comme indice de la qualité nutritive du matériel végétal pour les organismes décomposeurs, feuilles ayant un rapport C/N élevé se décomposant moins vite. Toutefois, Ward et Cummins, (1979) signalent que le rapport C/N ne tient pas compte de la disponibilité en azote, limitée par la combinaison avec des produits phénoliques. Dans notre étude, le taux de décomposition était plus faible pour l'espèce qui présentait le rapport C/N le moins élevé.

La concentration en lignine dans les feuilles a été proposée comme un indicateur de la cinétique de décomposition (Gessner & Chauvet, 1994). Les feuilles de *Pterocarpus santalinoides* qui contenaient plus de lignine (34,3%) que celles d'*Alchornea cordifolia* (22,4%) se décomposaient moins vite. Cette valeur (34,3%) est parmi les plus élevées de celles signalées pour d'autres espèces de feuilles (Gessner, 2005b) incluant les feuilles d'*Albizia zygia* (31,7% ; Tenkiano et Chauvet, 2017) et d'autres espèces tropicales (Mathuriau & Chauvet, 2002 ; Goncalves et al. 2007). Des fortes teneurs en lignine ont aussi été signalées pour certaines espèces de litière au Kenya (Mwanake, 2010).

Un autre facteur externe important, pouvant influencer les taux de décomposition des feuilles est la disponibilité des nutriments principalement, l'azote et le phosphore, dans l'eau. Il a été montré que l'augmentation modérée des concentrations des nutriments dans l'eau stimulait la croissance et la reproduction des hyphomycètes aquatiques (Suberkropp and Chauvet 1995). Les concentrations de ces éléments étaient faibles et similaires entre nos cours d'eau notamment en azote (0,003 mg/l et 0,023 mg/l de N ; 0,12 et 0,33 mg/l de P, respectivement à Djodon et Boutroun), ce qui peut expliquer les faibles taux de sporulation observés.

Les résultats de la présente étude indiquent que la lignine était le premier constituant déterminant des taux de décomposition de nos feuilles de litières dans ces cours d'eau, et pourrait donc expliquer les différences observées entre nos deux espèces foliaires.

1. Rôle des hyphomycètes aquatiques

L'activité et la biomasse microbienne associées à la décomposition des feuilles en cours d'eau ont été rarement évaluées en zone tropicale. L'estimation de la biomasse fongique a été généralement basée sur l'extraction et la mesure de l'ergostérol (Gessner et al. 2007).

Nos résultats montrent que nos deux espèces de litières ont été rapidement colonisées par les champignons. Les teneurs en ergostérol étaient aussi fortes que celles relevées dans les cours d'eau tempérés et dans d'autres zones tropicales (Gessner, 1997 ; Gessner & Chauvet, 1997 ; Mathuriau & Chauvet, 2002 ; Gonçalves et al. 2006 ; Goncalves et al. 2007) atteignant des pics de 245 et 277 µg/g de litière (pour *Pterocarpus santalinoides*) et même 417 et 773 µg/g de litière (*Alchornea cordifolia*), respectivement à Djodon et Boutroun. La biomasse fongique a été évaluée comme représentant 88 -100% de la biomasse microbienne associée à plusieurs espèces de feuilles en décomposition dans des cours d'eau tempérés (Baldy &

Gessner, 1997 ; Baldy et al. 1995 ; Weyers & Suberkropp, 1996) .Dans nos cours d'eau, la biomasse mycélienne était très élevée. Ces résultats suggèrent que les champignons aquatiques dominaient les assemblages microbiens dans ces cours d'eau. Les taux de sporulation, quoique faibles étaient similaires à ceux mentionnés pour d'autres litières en milieu tropical (Mathuriau & Chauvet, 2002). *Alchornea cordifolia* présentait un pic de biomasse mycélienne à 14 jours d'immersion et sporulait seulement à partir de cette date comme cela a été montré pour d'autres essences à décomposition rapide (Gessner, 1997 ; Mathuriau & Chauvet, 2002). Le maximum d'activité fongique (sporulation et biomasse) a été atteint après 2, 4 ou 6 semaines selon l'espèce et le cours d'eau. A ce sujet, Bärlocher (1982) a observé une activité fongique maximale quatre ou cinq semaines après l'immersion des feuilles.

la biomasse fongique considérée comme la quantité d'ergostérol et la reproduction (taux de sporulation) n'ont pas toujours été corrélés dans notre étude, à la différence observations de nombreux autres auteurs, les quels montrent que la biomasse et la reproduction des hyphomycètes aquatiques associées aux feuilles en décomposition sont en grande partie synchronisées même si la seconde a tendance à intervenir (Bärlocher, 1982 ; Suberkropp, 1991). A Djodou, les deux semblent synchronisées comme suggéré par Bärlocher (1982) et Suberkropp (1991). A Boutroun, le maximum de biomasse mycélienne sur *Alchornea cordifolia* a été atteint à 2 semaines, avant le pic de production de spores (4 semaines). Les litières de *Pterocarpus santalinoides* présentaient le même schéma dans les deux stations, avec le maximum de biomasse fongique apparaissant avec le pic de production de spores, ce qui est un patron atypique. De telles relations ont été observées dans un cours d'eau temporaire au Maroc (Maamri et al. 1998), où la biomasse maximale était atteinte plus tôt que la production de spores. Bien que les hyphomycètes aquatiques soient reconnues pour être le groupe de champignons dominant des communautés fongiques des milieux lotiques, il n'est pas exclu que d'autres groupes de champignons puissent se développer sur les litières en décomposition, lesquels ne sporulent pas dans les conditions *in situ* et *in vitro*. Bärlocher (2010) a souligné qu'en plus des hyphomycètes aquatiques, des analyses moléculaires avaient révélé la présence d'autres champignons associés aux litières submergées.

Par ailleurs de nombreuses études ont démontré que l'activité fongique était affectée par les concentrations en azote et phosphore inorganique dissous dans les cours d'eau (Gulis & Suberkropp, 2003 ; Suberkropp & Chauvet, 1995), la température (Chauvet & Suberkropp 1998), le pH (Dangles et al. 2004) et la turbulence (Webster, 1975).

L'analyse des résultats montre que la station avait une grande influence sur l'activité des hyphomycètes aquatiques. La forte biomasse associée à un faible taux de sporulation enregistrés à Boutroun sur *Alchornea cordifolia* pourrait être une conséquence des fortes variations nycthémérales de température durant l'étude (5-6°C), celles-ci étaient quasi-inexistantes dans l'autre station (Djodou). En effet, la température semble être un facteur

important d'occurrence et distribution de ces champignons (Suberkropp, 1984), pouvant aussi affecter leur croissance et leur reproduction de façon variable en fonction de l'espèce (Chauvet & Suberkropp, 1998). Une augmentation relative des teneurs et un gain net en azote des feuilles ont été souvent constatés au cours de la décomposition en rivière. Cette augmentation générale est souvent attribuée à un apport d'azote exogène par les bactéries et champignons apparaissant sur les feuilles après quelques semaines (Kaushik et Hynes, 1971), donc provenant de la biomasse microbienne. Les hyphomycètes aquatiques sont en effet capables d'assimiler l'azote et le phosphore provenant à la fois du substrat et de la colonne d'eau. L'augmentation des teneurs en azote des feuilles observée dans notre étude suggère que les champignons étaient aussi impliqués dans l'immobilisation de l'azote. La composition des assemblages fongiques était similaire à celle trouvée en Guinée Forestière (Tenkiano & Chauvet, 2017 ; cf. chapitre IV) incluant des espèces d'hyphomycètes aquatiques très connues pour leur distribution tropicale. Ces assemblages étaient dominés par peu d'espèces contribuant à la production de spores : *Clavariopsis brachycladia* Tubaki, *Lunulospora cymbiformis* Miura, *Triscelophorus acuminatus* Nawawi et *Triscelophorus monosporus* Ingold et *Tripospermum myrti* (Lind) S. J. Hughes. De tels patrons ont aussi été observés dans d'autres travaux (Padgett, 1976 ; Mathuriau & Chauvet, 2002 ; Tenkiano & Chauvet, 2017). Il a été montré qu'au sein d'une communauté d'hyphomycètes aquatiques, la composition spécifique était affectée par une hausse de la température (Dang et al. 2009) avec un remplacement des espèces dominantes par d'autres espèces mieux. Par exemple, *Articulospora tetracladia* croît moins vite et produit moins de spores à 25°C qu'à 20°C (Chauvet & Suberkropp, 1998). A l'inverse, *Lunulospora curvula* devient dominante à 25°C et présente une activité reproductrice maximale à 25°C (Chauvet & Suberkropp 1998). Ceci est évident dans notre étude, où les espèces les plus dominantes sur les litières (*Lunulospora curvula*, *Lunulospora cymbiformis*, *Clavariopsis brachycladia*, *Triscelophorus monosporus* et *Triscelophorus acuminatus*) sont connues pour leur affinité avec les eaux chaudes (zone tropicale). A part ces espèces tropicales, les assemblages incluaient aussi certaines espèces communément trouvées dans les milieux subtropicaux et tempérés telles que *Campylospora chaetocladia* Ranzoni, *Clavariopsis aquatica* De Wildeman (Webster & Descals, 1981 ; Chauvet, 1991).

Plutôt que le nombre d'espèces, les taux de décomposition dans notre étude semblent être liés aux taux de sporulation et à la biomasse fongique sur les litières comme cela a été constaté par d'autres auteurs (Gessner & Chauvet, 1994). Par ailleurs, la différence de perte de masse était très faible dans les deux types de mailles (figure V.3). Ces résultats indiquent que les hyphomycètes aquatiques jouaient un rôle très important dans le processus de décomposition dans ces cours d'eau, comme cela a été suggéré en général pour les régions tropicales par Irons et al. (1994).

2. Contribution des macroinvertébrés

Dans nos cours d'eau de savane, les deux espèces de feuilles de litière ont été très peu colonisées par les macroinvertébrés. Leur effectif atteignait 9 individus repartis dans deux taxons : Baetidae (Ephéméroptère) et Dytiscidae (Coléoptère), lesquels sont respectivement des collecteurs et prédateurs. Les invertébrés déchetiqueurs étaient totalement absents. La faible représentativité des macroinvertébrés et l'absence notoire des déchetiqueurs associés aux litières en décomposition dans ces cours d'eau montrent que ces derniers étaient n'étaient pas impliqués dans le processus. La perte de masse observée dans les sacs à GM était ainsi très probablement due à l'activité des hyphomycètes aquatiques et les phénomènes physiques (lessivage et abrasion) induits par le courant d'eau. Ce paramètre semble important dans la mesure où notre étude a été conduite pendant la saison pluvieuse. Le lessivage semble être accéléré dans les tropiques (Covich, 1988). Nos résultats sont homogènes avec ceux d'autres études conduites en milieu tropical suggérant que les déchetiqueurs y sont rares (Dudgeon, 1994 ; Dudgeon & Wu, 1999 ; Dobson et al. 2002 ; Mathuriau & Chauvet, 2002 ; Wantzen & Wagner, 2006 ; Goncalves et al. 2007). La rareté des déchetiqueurs tropicaux a été attribuée à la qualité des litières, de moindre valeur nutritive (Dobson et al. 2002 ; Mathooko et al. 2002c ; Goncalves et al. 2007). Dans notre étude, l'absence d'invertébrés en particulier de déchetiqueurs au cours de la décomposition ne serait pas due à la mauvaise qualité de nos litières mais à des facteurs environnementaux tels que les caractéristiques des cours d'eau étudiés. Nos cours d'eau de savane guinéenne ont un régime pluvial, saisonnier, caractérisé par des fluctuations de leur écoulement, comme c'est le cas de nombreux cours d'eau tropicaux (pour une revue voir Wantzen et Junk, 2000 ; Dudgeon, 2000). Ces fluctuations d'écoulement et les crues imprévisibles dans de tels systèmes pourraient être à l'origine d'une variabilité dans la décomposition de la matière organique allochtone résultant de la variabilité spatiale et temporelle des assemblages des organismes décomposeurs. Contrairement aux rivières tempérées, les apports importants de litière à nos sites étudiés, se produisent pendant la saison sèche (chaude) même si des apports supplémentaires peuvent avoir lieu tout au long de l'année comme constaté par Benson & Pearson (1993) en Australie. Cette saison correspond à la période d'étiage, suivi parfois par des assèchements plus ou moins prolongés. Les feuilles de litières provenant de cette ripisylve, s'accumulent ainsi dans le lit des cours d'eau et y restent stockées. Les assèchements des cours d'eau ont un effet négatif sur les communautés d'invertébrés, notamment les décomposeurs, limitant ainsi la capacité du cours d'eau à assimiler la litière qu'elle reçoit. L'absence de macroinvertébrés déchetiqueurs dans notre étude serait une conséquence de ces assèchements, les invertébrés ayant disparus par la modification de leurs habitats. La recolonisation de ces milieux par les communautés d'invertébrés est souvent lente et progressive pouvant parfois prendre des mois, contrairement aux organismes microbiens ayant un fort pouvoir de colonisation compte tenu de leur cycle de vie court et de leur croissance rapide. la remise en eau de ces systèmes qui coïncident avec le retour des premières pluies est souvent un phénomène brusque pouvant

entraîner une bonne partie de la litière stockée dans le lit vers l'aval et parfois dans les grandes rivières avant leur dégradation comme cela a été constaté par Mathooko et al. (2001) et Morara et al. (2003) ou décomposée dans les zones humides et le long des plaines inondables de grande rivières (Wantzen et Junk, 2000). Dans de tels systèmes, on peut s'attendre à ce que la ressource disponible dans les lits à cette période soit insuffisante en raison de la faible rétention de ces cours d'eau. Les hautes températures et la forte activité des communautés microbiennes peuvent aussi contribuer à rendre la ressource imprévisible, moins disponible. Des études en rivière supposent que la densité de déchetiqueurs est contrôlée par la disponibilité en matière organique. A ce sujet, Rounick & Winterbourn, (1983) ont suggéré que la faible capacité de rétention était la cause de rareté des invertébrés déchetiqueurs spécialisés dans de tels systèmes et que décomposition (Fragmentation) de la litière y était probablement réalisée par des procédés physiques. Il nous est difficile dans notre cas de vérifier ce paramètre puisque nous ne disposons d'aucune information sur les stocks de litières dans ces cours d'eau. Cependant, il a été mentionné que les cours d'eau tropicaux recevaient des quantités comparables aux cours d'eau de zone tempérée (par exemple (Dobson et al. 2002).

La contribution et l'importance des macroinvertébrés déchetiqueurs dans le processus de décomposition de la litière dans les cours d'eau ne seraient seulement pas liées à un facteur latitudinal comme relaté par Irons et al. (1994), puisque sous un même climat global, tel le climat tropical, il peut exister des sous-ensembles climatiques influençant fortement l'écologie des milieux auxquels ils sont associés. Les résultats issus de notre étude sur la décomposition des litières conduite dans deux petits cours de la zone forestière guinéenne au chapitre 4 de cette thèse illustrent cet état de fait. Davantage d'études sur la décomposition sont ainsi nécessaires. L'expérimentation sur d'autres espèces de litières dans d'autres cours d'eau de la région permettra de mieux discerner le rôle des deux types de décomposeurs, invertébrés et microorganismes impliqués dans le processus.

Pour l'instant, nous concluons que la décomposition des litières dans nos cours d'eau résulterait fondamentalement de l'activité des microorganismes et des phénomènes physiques, bien davantage que celle des invertébrés qui sont limités par les eaux temporaires. Notre conclusion reste cohérente avec celles d'Irons et al. (1994), suggérant que l'activité des microorganismes dans la décomposition de la matière organique allochtone est plus importante aux latitudes basses et celle des invertébrés aux latitudes élevées.

Chapitre VI. Discussion générale

Ma thèse avait pour objectif principal l'étude des communautés de macroinvertébrés benthiques et d'hyphomycètes aquatiques des rivières guinéennes (Afrique de l'ouest) en termes de diversité mais aussi sur un plan fondamental, de rôle dans les processus écosystémiques tels que la décomposition des litières. De tels travaux nécessitent suffisamment de temps et un ensemble de méthodes appropriées, qui n'ont pu toutes être appliquées. Toutefois, les résultats des expérimentations conduites *in situ* et les analyses au laboratoire ont permis d'apporter un certain nombre d'éléments de réponses à plusieurs hypothèses relatives à la contribution des deux types de décomposeurs dans les tropiques, et aux facteurs de contrôle du processus de décomposition.

1. Diversité des macroinvertébrés benthiques

Cette partie de la thèse a concerné l'inventaire de ces communautés benthiques dans nos rivières de Haute Guinée et Guinée Forestière. Les résultats faunistiques présentés au chapitre II dans leur globalité sont similaires à ceux d'autres études citées dans la littérature, réalisées en Afrique de l'ouest. Cependant, les valeurs des indices de diversité de Shannon et d'équitabilité étaient faibles et ne permettaient pas une véritable comparaison, ceci en raison de l'unique campagne de prélèvement réalisée qui n'a pas permis d'appréhender toute la diversité des rivières examinées.

Dans la présente thèse, les communautés de macroinvertébrés benthiques étaient dominées par les insectes, comme constaté dans la plupart des régions tropicales (Mwangi, 2000) mais leur proportion variait substantiellement. Parmi les insectes les coléoptères étaient les plus diversifiés et les plus abondants suivis des Hétéroptères, Odonates, Diptères, Ephéméroptères et enfin Plécoptères alors que le contraire se produit dans d'autres zones tropicales d'Afrique (par exemple au Kenya, où les Diptères et Ephéméroptères sont les plus diversifiés (Mathooko & Mavuti, 1992 ; Mwangi, 2000 ; Masese et al. 2009).

D'une manière générale, les études sur les macroinvertébrés benthiques en Afrique de l'ouest, ont porté sur les aspects plutôt taxonomiques (identification et nombre d'espèces). Elles n'ont abordé que très récemment la dimension écologique (par exemple l'influence des facteurs environnementaux sur la répartition des espèces et la composition des communautés, l'alimentation des poissons ainsi que l'évaluation de la qualité des eaux de surface dans un contexte de perturbations anthropiques). Même si cette étude n'affiche pas de telles ambitions, elle contribue de façon générale à la connaissance de ces communautés d'une part, mais aussi à la compréhension du rôle fonctionnel de ces organismes dans le maintien de l'équilibre écologique de ces écosystèmes, d'autre part.

Des études ont démontré que le fonctionnement d'un écosystème est d'avantage gouverné par les traits fonctionnels des individus et leur distribution que par leur identité taxonomique, ceux-ci n'étant pas nécessairement corrélés (Naeem & Wright 2003). La distribution des traits fonctionnels au sein des communautés serait ainsi un meilleur prédicteur des propriétés de

l'écosystème que la diversité taxonomique (Epps et al. 2007). Dans le cas des macroinvertébrés, la définition des traits fonctionnels est importante pour étudier les processus écosystémiques (Gerino et al. 2003). En effet, en dépit de leur importance notamment dans la transformation de la matière organique, les informations sur l'écologie et les réseaux trophiques des macroinvertébrés des rivières tropicales sont insuffisantes (Boyero et al. 2009), d'autant plus en Afrique (Dobson et al. 2002). La connaissance des habitudes alimentaires des macroinvertébrés est nécessaire si nous voulons comprendre leur rôle dans le milieu et donc leur importance dans les transferts de matières et d'énergie dans leur habitat. Les résultats de cette thèse au chapitre II sont une contribution à l'écologie trophique des macroinvertébrés tropicaux et spécifiquement d'Afrique de l'Ouest.

Certes la méthodologie utilisée est incomplète, l'assignation étant faite sur la base des informations tirées de la littérature, néanmoins elle donne une bonne indication sur les groupes fonctionnels au sein ces communautés. En l'occurrence, les macroinvertébrés sont regroupés dans des groupes fonctionnels trophiques suivants : prédateurs, racleurs, déchiqueteurs et collecteurs. Leur importance relative dans un milieu est dépendante de plusieurs facteurs dont la disponibilité de la ressource alimentaire qui est contrôlée elle-même par les conditions environnementales.

Dans notre cas d'étude, les prédateurs constituaient le groupe le plus diversifié. Les racleurs étaient aussi diversifiés et abondants et montraient une préférence pour nos stations de HG. En effet, les invertébrés appartenant à ce groupe se nourrissent de macrophytes et d'algues se développant sur les substrats durs. Brunke & Gonser (1999) suggèrent que la distribution des invertébrés est fortement influencée par la distribution des ressources trophiques. La diversité des éléments de ce groupe est un indicateur de la présence de cette ressource dans ces milieux et donc d'une production primaire (autotrophie). Par contre, les déchiqueteurs étaient moins diversifiés quoique abondants dans les stations de la Guinée Forestière. Ce contraste s'explique par le fait que les stations de la Guinée Forestière ont une couverture riveraine dense, limitant la pénétration de la lumière solaire et empêchant l'établissement d'une production primaire dans ces milieux, mais contribuant efficacement à la production de matière organique (par exemple les litières de feuilles). Nos observations supportent l'hypothèse selon laquelle la densité de broyeurs est contrôlée par la disponibilité en matière organique (Harding & Winterbourn, 1995).

Aussi, les déchiqueteurs dans notre étude sont représentés essentiellement par des crevettes (Caridinés) dont le cycle de vie est aquatique et donc ne peuvent habiter que des cours d'eau permanents, bien oxygénés. En effet, ces organismes sont connus, pour n'avoir à aucun stade de leur développement la possibilité de résister à une sécheresse et donc ne pouvoir habiter les eaux temporaires (Monod, 1980). Nos cours d'eau de la Haute-Guinée sont connus pour leur régime pluvial et sont pour la plupart des cours d'eau intermittents (temporaires) qui s'assèchent pendant une période de l'année en saison sèche (de décembre à juin). C'est l'une

des raisons de l'absence des déchetes (ici les crevettes) dans la plupart de ces rivières de la Haute Guinée. En résumé, nous dirons que les crevettes peuplent les milieux où les conditions hydrobiologiques sont les plus favorables comme c'était le cas en Côte d'Ivoire où dans leur étude, N'Zi et al. (2008) conclurent que les paramètres hydrobiologiques, spécifiquement la nature du substrat (bois morts, feuilles racine et sable, gravier) pourraient avoir une influence significative sur la distribution des espèces de crevettes dans la rivière Boubo. Les crevettes se concentrent là où ces variables sont les plus élevées.

2. Diversité des hyphomycètes aquatiques

L'objectif visé dans cette partie de la thèse (chapitre III) était le recensement des espèces d'hyphomycètes aquatiques de quelques rivières de Haute Guinée et Guinée Forestière. Au total, vingt-neuf (29) espèces ont été identifiées dans notre étude. Les assemblages étaient en majorité composés d'espèces connues pour leur distribution tropicale.

La diversité des hyphomycètes aquatiques était plus élevée en Guinée Forestière qu'en Haute-Guinée, 27 et 15 espèces, respectivement identifiées. Il est admis que la composition des communautés d'hyphomycètes aquatiques est déterminée par les conditions du milieu incluant les facteurs abiotiques tels que climat et qualité de l'eau (Raviraja et al. 1998 ; Gulis & Suberkropp, 2003) et biotiques comme la diversité et nature de la végétation riveraine (Laitung & Chauvet, 2005). En d'autres termes, la diversité serait plus forte dans les cours d'eau à végétation riveraine plus diversifiée et abondante. En effet, une ripisylve diversifiée apporterait au cours d'eau diverses espèces de litières présentant des caractéristiques de niches et de ressources différentes.

Les espèces d'hyphomycètes aquatiques identifiées durant cette étude proviennent des échantillons d'eau de rivière filtrée et d'écumes contenant donc des conidies libérées dans la colonne d'eau. Même si elles ne montrent pas de spécificité envers leur substrat, elles montrent certaines préférences (Gulis, 2001). Ainsi, l'abondance et la diversité des espèces seraient influencées (favorisées ou inhibées) par certains traits des litières, lesquels sont connus être fortement variables d'une espèce de litière à l'autre. La différence observée dans la composition des communautés d'hyphomycètes aquatiques de nos rivières serait due au contraste éco-climatique de nos régions d'étude. La Guinée Forestière étant le domaine de la forêt dense humide, la végétation riveraine y est très diversifiée, produisant ainsi une large variété d'espèces de litières, favorisant le développement d'espèces variées d'hyphomycètes aquatiques (Laitung & Chauvet 2005).

Dans l'ensemble, la diversité était plus importante dans les échantillons d'écumes que dans la colonne d'eau et notamment en Guinée Forestière. Les écumes constituent un piège pour les hyphomycètes aquatiques dont les spores y restent viables pendant un certain nombre de jours. Aussi, il est connu que l'habitat des hyphomycètes aquatiques correspond en général, aux rivières forestières, bien oxygénées, fraîches et oligotrophes (Bärlocher 1992 ; Chauvet

1992). En dehors de la température, les rivières de Guinée Forestière répondent bien à ces conditions favorisant une diversité élevée.

3. Décomposition des litières

La décomposition de la matière organique allochtone est un processus majeur dans les écosystèmes aquatiques forestiers de tête de bassin versant (Fisher & Likens, 1972). Lorsque les feuilles sénescentes arrivent dans les cours d'eau, elles sont colonisées par des micro-organismes, des bactéries mais surtout par des champignons, les hyphomycètes aquatiques (Gessner & Chauvet, 1994) considérés comme les principaux acteurs microbiens de la décomposition dans ces milieux (Baldy, Gessner, & Chauvet, 1995 ; Weyers & Suberkropp, 1996). Certains auteurs ont décrit ce processus comme le « conditionnement » des feuilles, étape essentielle de leur dégradation durant laquelle la biomasse fongique croît. Les invertébrés décomposeurs et les microorganismes jouent donc un rôle majeur dans la dégradation et la décomposition des litières de feuilles (Benstead et al., 2009; Tank, 2010).

Le processus de décomposition des litières dans les cours d'eau est influencée par un certain nombre de facteurs : les paramètres physiques et chimiques de l'eau (température, teneur en nutriments: N et P) et les caractéristiques intrinsèques des litières en général leur concentration en nutriments (N, P) et en composés réfractaires (tanins, lignine). Toutefois, ces propriétés intrinsèques des feuilles sont fortement dépendantes des conditions environnementales locales (Rier et al. 2002). Nous avons examiné (cf. ci-après) dans quelle mesure ces principes se vérifiaient dans les cours d'eau guinéens.

3.1. Taux de décomposition et qualité des litières

La matière organique allochtone, incluant les feuilles, est la principale source d'énergie pour les cours d'eau forestier d'ordre inférieur (Wallace et al. 1997). Cette matière une fois dans le cours d'eau est décomposée par une combinaison de processus abiotiques et biotiques conduisant à sa réduction de taille, sa transformation chimique et son incorporation dans le réseau trophique (Petersen & Cummins, 1974 ; Webster et Benfield, 1986).

Le processus de décomposition de la litière allochtone dans les cours d'eau est influencé par un certain nombre de facteurs externes : abrasion physique, température, pH, disponibilité en nutriments, présence des consommateurs (Suberkropp & Chauvet, 1995 ; Graça, 2001) et internes tels que les caractéristiques intrinsèques des feuilles (Gessner et al. 2007). Il s'agit notamment de la teneur en éléments nutritifs, N et P (Ostrofsky, 1997 ; García-Palacios et al. 2016), la dureté et la présence de composés réfractaires, lignine et tannins (Stout 1989 ; Canhoto & Graça, 1999 ; Goncalves et al. 2007 ; Schindler & Gessner 2009). Des litières riches en nutriments se décomposent rapidement parce qu'elles sont préférées par les microorganismes et les détritivores (Gessner et al. 2010).

Des auteurs ont signalé que la décomposition des litières en cours d'eau est plus lente dans les tropiques comparée aux milieux tempérés (Gonçalves et *al.* 2007). Ils attribuaient ces faibles taux aux caractéristiques des litières considérées de mauvaise qualité (en général, faible teneur en N et P, et forte teneur en composés réfractaires tel que la lignine) particulièrement celles des forêts denses humides (Campbell et Fuchshuber, 1995 ; Boyero et *al.* 2015). De plus, une décomposition plus rapide des litières dans les régions tropicales pourrait être contrainte par une faible densité de décomposeurs (Boyero et *al.* 2011), même si celle-ci peut être partiellement compensée par une plus forte activité fongique par rapport aux régions tempérées. Nous présentons ci-dessous, les différentes caractéristiques initiales de nos quatre litières.

Tableau VI.1. Qualité initiale des litières

| Constituants (%) | <i>Albizia zygia</i> | <i>Alchornea cordifolia</i> | <i>Millettia zechiana</i> | <i>Pterocarpus santalinoides</i> |
|------------------|----------------------|-----------------------------|---------------------------|----------------------------------|
| N | 4,5 | 2,36 | 5,07 | 3,06 |
| C/N | 11,6 | 22,21 | 9,8 | 17,2 |
| P | 0,24 | 0,14 | 0,21 | 0,17 |
| Ca | 0,328 | 1,500 | 0,891 | 0,401 |
| Mg | 0,118 | 0,192 | 0,247 | 0,27 |
| Cellulose | 16,05 | 20,5 | 14,28 | 28,3 |
| Lignine | 31,73 | 22,5 | 11,97 | 34,3 |

Les résultats présentés aux chapitres IV et V de la thèse montrent que nos quatre espèces de litières se décomposent rapidement dans les rivières étudiées, d'après Petersen & Cummins (1974) et que leur taux de décomposition sont en rapport avec leur teneur en nutriments confirmant ainsi les patrons observés en milieu tempéré. En effet, nos quatre espèces de litières étaient de haute qualité, puisqu'elles contenaient des teneurs parmi les plus élevées en N et P comparées aux valeurs régulièrement reportées pour des litières à décomposition rapide en zone tempérée (Enríquez et al. 1993) et tropicale : N=1,91 et 1,25 %, respectivement pour *Croton* et *Clidemia* (Mathuriau & Chauvet, 2002) ; N= 2,3 et P : 0,60 % pour *Protium bresiliense* (Gonçalves et *al.* 2007). Ceci est ainsi cohérent avec les observations de Yuan et Chen (2009) selon lesquelles les litières tropicales ont des concentrations en N plus élevées que les litières tempérées. Il est aussi accepté que les taux de décompositions des litières sont fortement corrélés avec leurs teneurs en nutriments, de sorte que des litières à décomposition rapide tendent à avoir des N et P élevés (et donc des C/N et C/P faibles) mais aussi des concentrations en lignine moindres (Enríquez et al. 1993 ; Gonçalves et al. 2007). Dans notre cas, ceci dépendait des espèces de litières considérées. Par exemple, dans notre étude, *Albizia zygia* (Mimosaceae) dont la teneur en N était faible avait un P plus élevé et s'est décomposée moins vite que les litières de *Millettia zechiana* (Fabaceae), lesquelles contenaient un P

relativement faible mais une teneur en N plus forte et se décomposaient plus vite. Au contraire, *Pterocarpus santalinoides* (Fabaceae) qui avait un N ainsi qu'un P plus élevé se décomposait moins vite qu'*Alchornea cordifolia* (Euphorbiaceae) dont les N et P étaient moindres. Dans ces dernières, N et P étaient corrélés entre eux mais pas avec les taux de décomposition. Ces résultats contrastent avec le principe largement cité que les teneurs de ces éléments sont déterminantes des taux de décompositions des litières dans les cours d'eau (Gessner et al. 2010). De même, le C/N est aussi utilisé pour prédire les taux de décomposition des litières, un faible rapport C/N favorisant une décomposition rapide. Puisque les teneurs en C sont relativement constantes entre espèces de litière, il est tout à fait logique que nous retrouvions, dans le cas de notre étude (chapitre V) l'absence de corrélation entre les rapports C/N et les différences de taux de décomposition. Les feuilles d'*Alchornea* qui présentaient un C/N plus élevé (22,2) que *Pterocarpus* (17,2) se sont décomposées plus vite.

La concentration en micronutriments, tels que le magnésium (Mg) et Calcium (Ca), est aussi utilisée pour prédire les taux de décomposition (Makkonen et al. 2012; Garcia-Palacios et al. 2016). Toutefois, le Mg ne serait pas un bon prédicteur dans le cas des litières guinéennes étudiées. Par exemple, *Pterocarpus* avec un Mg plus fort que celui d'*Alchornea*, s'est décomposé moins vite. Au contraire, le Ca pourrait mieux expliquer les différences constatées dans les taux de décomposition de nos essences. Les litières de *Millettia* contenaient plus de Ca (0,891 %) que celles d'*Albizia* (0,328 %) et se décomposaient plus vite dans nos cours d'eau de Guinée Forestière. Pareillement, *Alchornea* avec un Ca de 1,500 %, s'est décomposé dans les rivières de savane (Haute-Guinée) plus rapidement que *Pterocarpus* qui en contenait moins (0,401 %).

Par ailleurs, la lignine est l'un des composés communément utilisés pour expliquer les taux de décomposition des litières de sorte que la décomposition est la plus rapide pour l'espèce dont la concentration en lignine est la plus faible. Les résultats des chapitres IV et V de cette thèse montrent que la lignine est l'un des facteurs pouvant expliquer les taux de décomposition de nos litières. Or, il a été souvent montré que les litières tropicales sont riches en ces composés réfractaires (Goncalves et al. 2007 ; Makkonen et al. 2012 ; Jabiol et al. 2013). Nos quatre espèces de litières avaient des concentrations en lignine se situant entre 11,97 et 34,33 %. Cette dernière valeur (34,33 %) est parmi les plus élevées rencontrées dans la littérature (Gonçalves et al. 2006 ; Goncalves et al. 2007 ; Mathuriau & Chauvet, 2002). Ainsi, Makkonen et al. (2012) examinant 16 espèces de plantes provenant de 6 biomes ont relevé des fortes concentrations en lignine et hémicellulose dans les litières tropicales. L'analyse du tableau ci-dessus montre que l'influence de la qualité du matériel végétal (estimée au travers des macronutriments, N et P) sur la décomposition des litières n'est pas supportée par les litières guinéennes investiguées. Elle tendait à l'être si l'on considère les concentrations en micronutriments (Ca). Par ailleurs la décomposabilité de nos litières est assez bien expliquée par leurs teneurs en lignine. A ce propos, Li et al. (2009) ont montré que la dureté des feuilles (concentration en composés réfractaires tels que la lignine) peut être plus importante que la

teneur en N dans la détermination des taux de décomposition. En plus, d'autres paramètres devraient sans doute être considérés comme les tannins qui sont des composés secondaires pouvant restreindre l'activité microbienne et celle des décomposeurs (Graça, 2001). Dans notre étude, nous n'avons pas déterminé les concentrations de ces éléments. Mais au regard des précédents résultats d'analyse (N, P, Mg, Ca, lignine), nous pouvons déjà spéculer que la concentration en tannins de ces litières serait variable, pouvant peut-être contribuer à une partie de la variabilité des taux de décomposition.

Au vu des différentes conclusions existantes et des résultats obtenus au cours de cette thèse, nous pouvons conclure que l'influence des caractéristiques du matériel végétal, notamment la richesse en éléments nutritifs (N, P) et la concentration en composés réfractaires (lignine) sur la décomposition seraient très variables entre les espèces considérées. Du fait que les litières tropicales sont plus variables que les tempérées (Boyer et al. 2015), elles ne répondraient probablement pas aux mêmes lois générales. Cette variabilité de la qualité des litières s'observe entre les litières de nos deux zones d'étude, ce qui supporte la conclusion de ces auteurs. Ceci met en évidence l'influence des conditions environnementales locales sur les traits des litières comme évoqué par Rier et al. (2002).

Nous remarquons que du fait de la grande variabilité des litières en termes de qualité, il est difficile de faire une quelconque généralisation des résultats sur d'autres espèces de plantes de Guinée.

Cependant on peut se poser la question de la réputée moindre qualité des litières tropicales comparées à celles des régions tempérées, alors que ceci n'est pas confirmé pour les litières de Guinée dont la décomposition est rapide.

3.2. Importance des hyphomycètes aquatiques

Les hyphomycètes aquatiques sont considérés comme les principaux décomposeurs microbiens des litières de feuilles dans les cours d'eau (Bärlocher, 1992 ; Gessner, 1997 ; Suberkropp, 1992 ; Hieber & Gessner, 2002).

Les taux de décomposition des litières ont souvent été reliés à la richesse taxonomique et l'activité de reproduction des hyphomycètes aquatiques sur ces litières. Or, ces études ont été en grande partie conduites en zone tempérée alors que les rivières tropicales, particulièrement d'Afrique, restent mal connues de ce point de vue, même si des données existent sur le Cerrado, au Brésil (Goncalves et al. 2007).

Par exemple, il a été montré que la richesse spécifique des hyphomycètes aquatiques associées aux litières en décomposition dans les cours d'eau varie le long d'un gradient de latitude (Jabiou et al. 2013) et que la biomasse et la diversité spécifiques étant faibles dans les cours d'eau tropicaux (Goncalves et al. 2007 ; Jabiou et al. 2013 ; Maamri et al. 2001 ; Maamri et al. 1998). D'autres par contre ont trouvé des fortes valeurs de biomasses, activité ou

diversité dans d'autres rivières tropicales (Mathuriau & Chauvet 2002 ; Smits, Fernández & Cressa 2007).

Dans les expériences sur la décomposition des litières dans nos cours d'eau (chapitre IV et V), la richesse spécifique des hyphomycètes aquatiques associées aux litières (19 et 17 espèces, respectivement en Guinée Forestière et Haute-Guinée) était comparable à celle trouvée dans d'autres rivières tropicales (par exemple, 16 espèces par Mathuriau et Chauvet, 2002). Dans le cas de notre étude, les données sur la biomasse fongique (ergostérol) ne sont pas disponibles pour la Guinée Forestière, en raison de problèmes méthodologiques. Cependant, la biomasse fongique, mesurée comme le taux d'ergostérol, en Haute-Guinée, était forte et atteignait un pic de $923 \mu\text{g g}^{-1}$ à 14 jours sur les feuilles d'*Alchornea* et $372 \mu\text{g g}^{-1}$ à 28 jours sur *Pterocarpus*. Ces valeurs sont parmi les plus élevées qui ont été observées pour les litières en zone tempérée (Gessner, 1997) et tropicale (Mathuriau & Chauvet 2002). Nos résultats sont ainsi cohérents avec ceux d'autres études qui plaident pour une importante activité microbienne dans les tropiques, où les déchetiqueurs semblent être rares en comparaison des régions tempérées (Gonçalves et al. 2006 ; Handa et al. 2014 ; Boyero et al. 2011).

On remarque que la diversité des hyphomycètes aquatiques varie en fonction des régions géographiques et donc des conditions climatiques locales, et ceci s'applique particulièrement aux régions tropicales (Graça et al. 2015). De façon spécifique, les zones tropicales englobent divers types d'environnement (désert, savanes, forêt humide) dans lesquels la dynamique des apports de litières, la chimie de l'eau et le régime hydrologique diffèrent fortement. Les résultats obtenus sur la dynamique et le rôle des hyphomycètes aquatiques dans les rivières guinéennes ne peuvent donc être généralisés au mieux qu'à d'autres rivières de régions comparables, forestières ou de savane, d'Afrique de l'Ouest par exemple.

3.3. Rôle des macroinvertébrés benthiques

Les études sur la décomposition des litières dans les cours d'eau sont généralement basées sur l'utilisation des sacs à litières (Gessner et al. 1999 ; Gessner & Chauvet, 2002) : les sacs à mailles fines (FM) pour la décomposition microbienne et les sacs à grosse maille (GM) donnant accès à la plupart des organismes dont les macroinvertébrés. Toutefois, contrairement aux hyphomycètes aquatiques qui restent fixés au substrat (Cornut, 2010), les invertébrés sont des organismes actifs et mobiles, certains d'entre eux étant en perpétuel déplacement et ne s'établissant donc pas à long terme dans un paquet de litière. En ce sens la méthode des sacs à litière ne donne qu'une indication très ponctuelle des communautés d'invertébrés associés aux litières dans les rivières, et tend à sous-estimer leur importance dans la décomposition. Ainsi, contrairement au milieu tempéré, les invertébrés déchetiqueurs dans les rivières tropicales sont parfois représentés par des crevettes (Crowl et al. 2001 ; March et al. 2002 ; Duarte et al. 2012) et des crabes (Dobson, 2004 ; Moss, 2007 ; Masese et al. 2014) lesquels

sont fort probablement très farouches et peuvent sans doute sortir plus rapidement des sacs que les larves d'insectes.

Les résultats présentés aux chapitre IV de cette thèse, montrent une présence des invertébrés déchiquteurs qui sont représentés par les crustacés décapodes Atyidae (*Caridina africana*) lesquels sont en général de grande taille. Ils dominent les abondances de tous les invertébrés associés aux litières et avaient les plus fortes biomasses. Par ailleurs, nous avons identifié sur nos litières des crabes du genre *Potamonautes* (seulement 4 individus au total sur l'ensemble des litières expliquant pourquoi ils n'ont pas été pris en compte). Toutefois, les crabes sont aussi bien représentés dans les rivières de Guinée Forestière (Cumberlidge & Huguet 2003). Ces organismes pourraient être de potentiels déchiquteurs de litières comme constaté dans d'autres régions tropicales d'Afrique (e. g. Dobson, 2004 ; Moss, 2007). A cet effet, il serait intéressant de conduire des travaux basés sur des méthodes de capture ou de piégeage appropriées.

Nos résultats indiquent que les invertébrés peuvent jouer un rôle non négligeable dans le processus de décomposition de la litière comme c'est le cas dans les cours d'eau étudiés de Guinée Forestière. Ils convergent avec les résultats de Cheshire et al. (2005) qui attestent que les déchiquteurs ne sont pas rares sous les tropiques contrairement à ceux d'auteurs auteurs indiquant une absence ou une rareté de ces organismes (Ramirez & Pringle, 1998 ; Dobson et al. 2002) conduisant à une faible importance dans le processus (Irons et al. 1994). Toutefois, dans l'expérience conduite en rivière de savane (Haute-Guinée), les invertébrés associés aux litières étaient rares et les déchiquteurs totalement absents. Par contre, des crevettes ont été trouvées dans d'autres cours d'eau de la même zone au cours de cette thèse (cf. chapitre III). Il existerait donc une grande variabilité inter-régionale (Guinée Forestière/ Haute-Guinée), mais aussi locale, et il n'est donc pas exclu que des crustacés puissent être impliqués dans le processus de décomposition dans certains cours d'eau de savane.

3.4. Evidence de la prédominance des microorganismes dans la décomposition des litières en Guinée

En milieu tempéré, une part importante de la perte de masse foliaire dans les rivières est attribuée à l'activité des invertébrés déchiquteurs (Cuffney et al. 1990 ; Gessner et al. 1999 ; Graça, 2001 ; Hieber & Gessner, 2002). L'exclusion des macroinvertébrés, alors considérés comme les principaux acteurs de la décomposition des litières, réduirait ainsi d'au moins 50% les pertes de masse des litières (Cuffney et al. 1990). Au contraire, dans les rivières tropicales, l'activité des microorganismes est plus importante (Irons et al. 1994) à causes des températures élevées (Mathuriau & Chauvet 2002). L'utilisation des sacs de mailles différentes permet de distinguer la part de chaque groupe de décomposeurs, invertébrés et champignons (Gessner & Chauvet 2002). Il est connu que la perte de masse foliaire dans les sacs à GM résulte de l'activité des deux types de décomposeurs (invertébrés et communautés

fongiques) et les phénomènes d'abrasion physique. Ceux-ci sont difficiles à quantifier mais pourtant peuvent être importants notamment en période de grandes pluies.

Dans les cours d'eau guinéens étudiés (Guinée Forestière) dans lesquels on notait la présence des déchiqueteurs (crevettes), la différence de perte de masse foliaire entre les sacs à GM et à FM était faible. Par conséquent, la décomposition par les microorganismes, ici sans doute les hyphomycètes ($k_{\text{microbien}}$) excédait largement celle par les invertébrés ($k_{\text{invertébrés}}$). Ceci se traduisant par un rapport élevé du $k_{\text{microbien}}$ sur le k_{total} (Tenkiano et Chauvet, 2017). Aussi, dans ces cours d'eau, les invertébrés étaient présents les quatre premières semaines suivant l'immersion (par exemple 14 individus de *Caridina africana* en moyenne par sac) alors que les hyphomycètes aquatiques restaient actifs tout au long du processus. Cela est confirmé par les taux de sporulations observés sur les litières durant les dernières semaines de l'expérience indiquant que les hyphomycètes aquatiques étaient les principaux agents décomposeurs dans ces cours d'eau et que les invertébrés jouaient un rôle mineur. Gulis et Suberkropp (2003) concluent que les communautés microbiennes sont d'une importance fondamentale puisqu'elles libèrent de l'énergie stockée dans les feuilles morte pour d'autres communautés en particulier dans les rivières tropicales du fait de la rareté des déchiqueteurs. De nombreux travaux réalisés dans les cours d'eau tropicaux soulignent l'importance des microorganismes dans la décomposition de la litière (Mathuriau & Chauvet, 2002 ; Rincón & Santelloco, 2009 ; Wantzen & Wagner, 2006 ; Gonçalves et al. 2007 ; Graça et al. 2015). Les résultats de notre étude conduite en cours d'eau de savane guinéenne viennent encore renforcer les observations de tous ces auteurs. En effet, dans ces cours d'eau de du fait de l'absence de déchiqueteurs, la décomposition de la litière était entièrement réalisée par les hyphomycètes aquatiques lesquels montraient une forte activité, l'importante perte de masse foliaire observée coïncidant avec un pic de biomasse fongique dont la valeur est parmi les plus élevées de celles citées dans la littérature. Il est intéressant de noter que le rapport $k_{\text{microbien}} / k_{\text{total}}$ calculé pour les deux espèces foliaires dans les deux rivières de savane varient entre 0,60 (*Alchornea*, Boutroun) et 0,79 (*Pterocarpus*, Djodon), soit le même intervalle que celui relevé en Guinée Forestière (*Albizia*, Facély Mara : 0,60 ; *Millettia*, Noulava ; 0,77) comme illustré à la figure VI. Ces valeurs s'avèrent donc légèrement plus élevées que celles prédites par la relation observée le long d'un gradient latitudinal par Boyero et al. (2011).

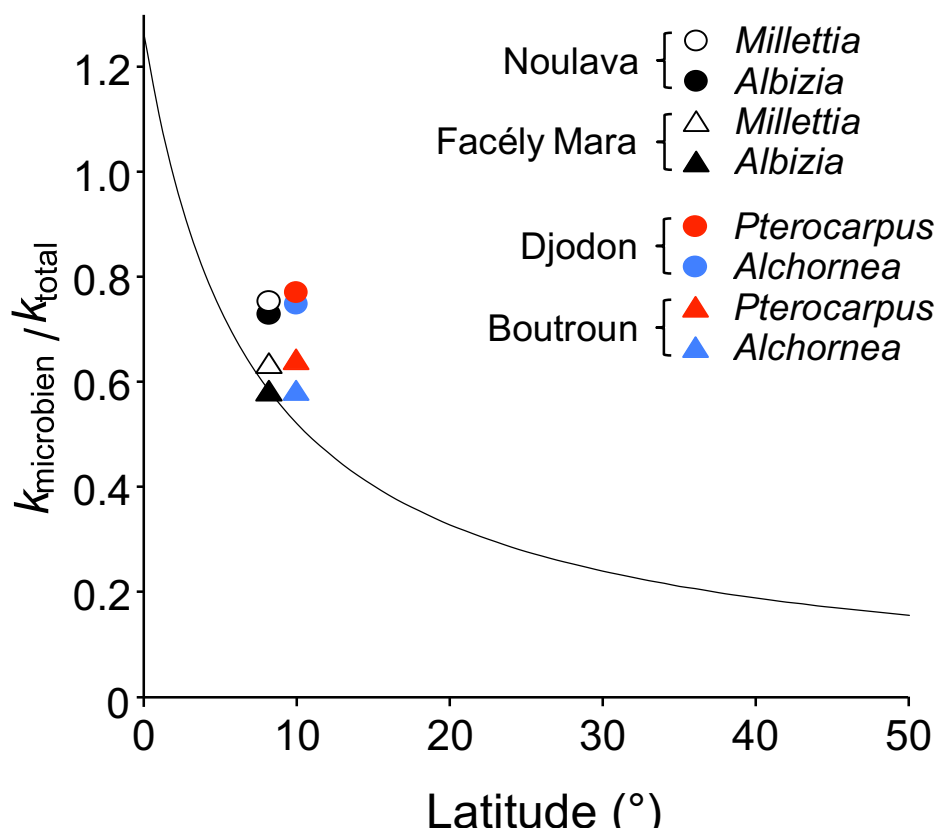


Figure VI. 30. Rapport $k_{\text{microbien}} / k_{\text{total}}$ des quatre litières sur un gradient latitudinal (d'après Boyero et al. 2011).

En couleur les litières de la savane (Haute- Guinée) et en noir et blanc celles de la Guinée Forestière. De même, les microorganismes étaient les principaux organismes impliqués dans la décomposition des litières dans la rivière Njoro au Kenya (Dobson et al. 2003). Des résultats similaires sont aussi reportés par Dudgeon et Wu (1999) à Hong Kong. La forte activité des champignons associés aux litières en décomposition semble donc être caractéristique des cours d'eau tropicaux (Mathuriau & Chauvet 2002) en particulier là où les invertébrés déchiquteurs sont rares (Irons et al. 1994 ; Dobson et al. 2002 ; Gonçalves et al. 2006 ; Graça et al. 2015). On remarque que si les cours d'eau tropicaux diffèrent du point de vue de la diversité et de l'abondance des déchiquteurs (Boyero et al. 2009), donc de leur importance dans le processus de décomposition, au moins ils se ressembleraient en ce qui concerne la dominance de l'activité des communautés microbiennes sur les invertébrés. Les résultats de cette thèse sont ainsi cohérents avec les données d'études réalisées à l'échelle globale (Boyero et al. 2011, 2012).

3.5. Comparaison inter-régionale : Guinée Forestière vs Haute-Guinée

Nos observations soutiennent les conclusions de (Boyero et al. 2015) attestant une grande variabilité en milieu tropical. Par exemple, l'Afrique de l'ouest est une région très contrastée. Tenant compte de la pluviométrie, facteur déterminant du climat, elle comprend cinq zones :

1) la zone désertique saharienne qui enregistre moins de 150 mm de pluie par an, 2) la zone sahélienne aride (150 à 400 mm/an), 3) la zone soudano-sahélienne semi-aride (400 à 600 mm/an), 4) la zone soudano-sub-humide (600 -900 mm/an) et 5) la zone soudano-guinéenne et guinéenne humide (900 à plus de 1500 mm/an). Nos deux zones d'étude la Haute-Guinée (soudano-guinéenne, 1500 mm/an avec 5 mois de pluie, de juin à octobre) et Guinée Forestière (soudano-guinéenne humide, 2400 à 2600 mm/an, 9 mois de pluie d'avril à décembre) appartiennent à la même zone (5) mais montrent des différences notables, tant du point de vue du régime hydrologique et de ses implications sur la contribution fonctionnelle des décomposeurs que de l'importance du processus de décomposition des litières pour l'écosystème.

Il est connu que la diversité et l'abondance des invertébrés dans les cours d'eau sont influencées par la température, mais les fluctuations du régime hydrologique et la stabilité de l'habitat influencent également leur cycle biologique et la dynamique de leurs populations. Par conséquent, la diversité et l'abondance des macroinvertébrés particulièrement les déchetiques pourraient varier largement en fonction du type de substrat mais aussi de cours d'eau. Ceci tend à être confirmé dans la présente étude. Les résultats présentés au chapitre V montrent une absence de déchetiques (crevettes), qui serait donc due en grande partie à ces phénomènes d'assèchement auxquels sont soumis les cours d'eau étudiés de Haute-Guinée. Ceci a pour conséquence de limiter leur importance dans le processus de décomposition de la matière organique par rapport aux microorganismes, malgré un apport de litières important et continu dans ces cours d'eau de savane.

Les invertébrés et les microorganismes décomposeurs jouent un rôle majeur dans la dégradation des litières de feuilles (Benstead et al. 2009 ; Tank et al. 2010) et l'évaluation de la contribution relative des deux types de décomposeurs le long d'un gradient altitudinal a récemment retenu l'attention des chercheurs (Boyer et al. 2015). Parmi les explications, le régime hydraulique des cours d'eau (crues et assèchements) peut modifier la structure des habitats et, la composition de la faune benthique. Les fluctuations climatiques interannuelles et perturbations telles que les sécheresses et les tempêtes intenses peuvent également avoir des répercussions sur les macroinvertébrés dans les tropiques (par exemple, Covich et al. 2003). Aussi, les assèchements influencent certains processus écologiques essentiels au fonctionnement des cours d'eau tels que la décomposition de la matière organique (Maamri et al. 2001 ; Datry et al. 2012). Des études ont montré que la décomposition est plus lente dans les cours d'eau temporaires que dans les cours d'eau pérennes (Boulton 1991 ; Pinna & Basset 2004) probablement en raison de la réduction de la diversité et la densité des invertébrés (Boulton, 1991 ; Maamri et al. 1997 ; Corti et al. 2011 ; Bruder et al. 2011).

Les cours d'eau de la Haute Guinée en général et en particulier ceux concernés par notre étude (chapitre V) s'assèchent pendant une période de l'année (saison sèche), entre les mois de décembre et mai. Toutefois, nos résultats montrent une décomposition rapide de nos litières

suggérant que les effets des assèchements des cours d'eau sur le processus de décomposition de la litière diffèrent selon qu'on est en milieu tropical ou tempéré.

Il reste qu'il est difficile de vérifier ces hypothèses étant donné que, dans notre étude, nous n'avons pas utilisé les mêmes espèces végétales pendant nos expériences dans les deux régions, Guinée Forestière (cours d'eau pérennes) et Haute-Guinée (cours d'eau intermittents). Certaines études montrent une nette diminution de l'activité microbienne lors des assèchements (Boulton, 1991 ; Datry et al. 2011). Au contraire, d'autres rapportent que l'activité microbienne est stimulée par l'alternance des assèchements et des remises en eau (Ryder & Horwitz, 1995) suggérant que des remises en eau fréquentes pourraient accélérer la décomposition. Les résultats montrent (chapitre V) une très faible présence des invertébrés et un manque notoire de déchiqueteurs. Au contraire, les hyphomycètes aquatiques associées aux litières montraient une diversité comparable à celle identifiée sur les litières dans les cours d'eau de la Guinée Forestière, qui sont des systèmes pérennes (chapitre IV), et étaient les principaux agents décomposeurs. Il semble que l'augmentation modérée des concentrations des nutriments dans l'eau stimule la croissance et la reproduction des hyphomycètes aquatiques (Suberkropp & Chauvet, 1995), les faibles concentrations limitant la croissance des hyphomycètes aquatiques et la décomposition (Jabiou et al. 2013). Ceci ne peut être confirmé dans les rivières guinéennes étudiées puisqu'elles présentaient toutes des teneurs très faibles en nutriments dissous, en particulier en azote inorganique. Cette tendance aux faibles teneurs en nutriments était exacerbée dans les cours d'eau de savane (par exemple, 0,003 mg/L de N-NO_3^- à Boutroun) où la décomposition observée était rapide et l'implication des hyphomycètes aquatiques forte, ce qui tend à montrer que les hyphomycètes aquatiques seraient moins influencés par les phénomènes d'assèchement que les macroinvertébrés.

La décomposition des litières est un processus qui dirige le fonctionnement des cours d'eau. La litière végétale allochtone est une source majeure de carbone et d'énergie pour les organismes dans les cours d'eau forestiers, où la production primaire est limitée par la couverture de la végétation riveraine (Vannote et al. 1980 ; Webster & Meyer, 1997). L'importance du processus de décomposition est largement dépendante de la production de cette matière allochtone (litières) et donc de la couverture végétale du cours d'eau considéré. Ainsi, l'importance de la litière allochtone comme source de carbone pour le fonctionnement des cours d'eau devrait différer entre les rivières étudiées qui présentent un fort contraste. En effet, l'ouverture de la canopée favorise la pénétration des rayons solaires, qui est à la base de l'installation d'une production primaire et donc d'un fonctionnement autotrophe du cours d'eau. Or, la région de la Haute-Guinée est le domaine de la savane, avec une bonne représentation d'herbacées et d'arbres caducifoliés. La faible densité de la végétation riveraine favorise ici la pénétration des rayons solaires. On pourrait estimer la couverture végétale entre 50 à 65% selon les cours d'eau. Ces conditions permettent l'établissement des communautés de producteurs primaires comme les algues (voir chapitre I) comme cela est illustré par la présence de colonies d'algues et de zooplancton sur les filtres obtenus à partir

d'échantillons d'eau filtrée et d'écume (*Obs. pers.*). Dans ces cours d'eau, les macroinvertébrés racleurs sont bien diversifiés (Chapitre II). Ceci n'est pas le cas pour les cours d'eau de Guinée Forestière, où la couverture de la canopée est très importante (85% en moyenne) favorisée par une grande diversité et densité d'arbres. Les herbacées ripariennes sont très peu représentées et les eaux sont souvent pauvres en flore aquatique. C'est ce qui tend à expliquer la dominance dans ces cours d'eau de Guinée Forestière (chapitre III) où la matière allochtone serait la principale source de carbone pour les organismes. Par ailleurs, la présence de producteurs primaires dans les cours d'eau de la Haute-Guinée, indique qu'en plus de la matière organique, existeraient d'autres sources potentielles de carbone organique mais dont on ignore l'importance. A ce sujet, Hill & Webster (1983) supposent que même si les macrophytes sont abondants, les apports allochtones sont importants pour les communautés dans les rivières. Nos observations tendent à confirmer cette hypothèse, les rivières de Guinée Forestière présentant un caractère hétérotrophe à l'instar de nombreux cours d'eau de tête de bassin des régions tempérées, à la différence des rivières de Haute Guinée qui, au moins localement, pourraient être dominées par l'autotrophie comme les secteurs aval des réseaux hydrographiques tempérés. Cependant, du fait que nous ne disposions d'aucune donnée sur la production primaire de ces cours d'eau (via par exemple, la mesure des concentrations en chlorophylle) il nous est impossible de faire de quelconques comparaisons quantitatives. De futures études permettront d'élucider ces questions.

Conclusions et perspectives

Mes travaux de thèse ont porté sur la diversité des communautés benthiques, macroinvertébrés et hyphomycètes aquatiques et leur implication dans le fonctionnement écologique des cours d'eau guinéens. Les différentes méthodes d'étude utilisées, des expériences *in situ* et des analyses au laboratoire, ont permis d'aboutir à des résultats concluants et originaux.

Lors d'une seule campagne de prélèvement, nous avons montré que nos rivières guinéennes étudiées hébergent une faune diversifiée de macroinvertébrés benthiques comparable aux rivières de la sous-région ouest africaine (chapitre II). Si les études sur les macroinvertébrés benthiques, dans cette partie du globe, sont en général limitées à des notes taxonomiques et de bioindication dans un contexte de perturbations anthropiques, notre étude contribue à la connaissance des groupes fonctionnels trophiques étant donné que les relations entre les organismes dans la nature sont généralement d'ordre trophique.

L'un des apports positifs de ma thèse est la contribution à la connaissance des hyphomycètes aquatiques jusque-là totalement méconnues en Guinée. À partir des échantillonnages réalisés dans quelques cours d'eau de Guinée Forestière et de Haute Guinée, 29 espèces d'hyphomycètes aquatiques ont été identifiées. À ces espèces viennent s'ajouter 9 autres espèces identifiées sur les litières en décomposition (cf. chapitres IV et V) : *Anguillospora filiformis* Greathead, *Angulospora aquatica* Nilsson, *Diplocladiella scalaroides* Arnaud, *Margaritisporea aquatica* Ingold, *Mycocentrospora* sp, *Nawawia filiformis* (Nawawi) Marvanová, *Tricladium angulatum* Ingold, *Tripaspermum camelopardus* Ingold, Dann et McDougall et *Tripaspermum myrti* (Lind) Hughes, portant ainsi à 38 le nombre d'espèces identifiées pour la Guinée au cours de cette thèse dont 12 nouvelles pour l'Afrique.

L'essentiel de ce travail de thèse était axé sur le rôle de ces communautés benthiques dans le fonctionnement des rivières à travers le processus de décomposition des litières (chapitres IV et V).

Nous avons démontré dans les deux expériences (chapitres IV et V) que la décomposition était rapide dans nos cours d'eau guinéens ($k > 0,01 \text{ j}^{-1}$, pour toutes les essences) et cela même en rivières intermittentes (cas de la savane guinéenne).

Les hyphomycètes aquatiques étaient les principaux agents décomposeurs. Aussi, nous avons montré (chapitre IV) au cours de cette thèse, que l'absence ou la faible abondance apparente des déchiqueteurs associés aux litières dans les rivières étudiées, ne pouvait être attribuée à la qualité des litières.

Nos résultats d'analyse de nutriments (N, P) attestent que nos litières de Guinée (zone tropicale d'Afrique) sont très riches en ces éléments. Ceci est particulièrement intéressant et contribue grandement à la compréhension de la variabilité de la qualité des feuilles des plantes dans les zones tropicales.

Ces résultats également ouvrent des pistes de recherche sur la perception des changements globaux sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes dans les différents biomes et en particulier les milieux tropicaux.

Par exemple, des études régionales du TRE (Troisième rapport d'évaluation) attestent que l'Afrique de l'Ouest est particulièrement vulnérable aux changements climatiques (Niasse, Madiodio, Afouda, Abel, 2004). Aussi, le grand contraste éco-géographique de la région la prédispose à être affectée de façon disproportionnée par les variations du climat.

Ainsi, en dépit de ces impacts désastreux de la variabilité et des extrêmes climatiques signalés pour l'Afrique de l'Ouest au cours des trente dernières années, les résultats de cette thèse indiquent que l'effet des changements climatiques serait moins sévère dans nos zones d'études.

Comme tout travail scientifique, cette thèse débouche sur un vaste champ de recherche et soulève un certain nombre de points qui pourraient être prochainement pris en compte. Pour ce faire, je suggère :

1. D'approfondir l'étude de la diversité des macroinvertébrés et hyphomycètes aquatiques

La liste des invertébrés présentée n'est pas exhaustive, nous recommandons donc la poursuite de ces travaux d'inventaire sur une longue période de manière à couvrir les deux saisons et aussi d'élargir les travaux à d'autres rivières de la région. S'agissant des hyphomycètes aquatiques, plus d'études sont nécessaires pour mieux comprendre la dynamique des assemblages. Aussi, l'identification des espèces a été faite par filtration d'eau des rivières et les prélèvements d'écumes. L'examen des litières est conseillé et permettrait de décrire mieux les assemblages d'hyphomycètes aquatiques colonisant les litières, donc impliquées dans le processus de dégradation de la matière organique allochtone.

2. D'affiner les protocoles et étendre l'étude de la décomposition des litières

Nous avons au cours de cette thèse, réalisé deux expériences de décomposition des litières dans les cours d'eau de Guinée Forestière et de Haute Guinée, sur quatre espèces de plantes communes de la végétation riveraine. Les résultats obtenus sont certes fiables mais présentent quelques insuffisances, qui devraient être corrigées prochainement.

Les conditions de stockage des échantillons sont à améliorer.

La sporulation a été effectuée dans des locaux inappropriés (à domicile). Par manque d'électricité, j'ai utilisé des batteries (150 A) et un petit groupe électrogène pour pouvoir alimenter l'agitateur durant les 48 heures de l'expérience, ce qui est gênant et contraignant.

Les assemblages d'hyphomycètes aquatiques ayant colonisé les feuilles dans nos rivières ont été décrits sur la base de spores produites. Ne disposant d'aucune information sur les temps maximum pour la sporulation de ces espèces, l'utilisation de méthodes moléculaires pourrait être intéressante. L'avantage de l'approche moléculaire par rapport aux techniques traditionnelles, c'est qu'elle n'est pas dépendante de la présence de structures de reproduction pour identifier les espèces présentes sur le substrat, puisque les acides nucléiques sont présents dans chaque cellule indépendamment de la position dans le cycle de vie (Bärlocher, 2010b).

Ma participation récente, en tant que partenaire, au projet global « Biodiversity and biogeography of stream litter fungi and bacteria across the globe » porté par Seena Sahadevan (cf. Annexe 3), m'a permis d'être sensibilisée à ces approches et d'envisager de développer des études dans cette voie. Celles-ci ne seront toutefois possibles qu'au travers de collaborations, puisque je ne dispose pas de l'autonomie intellectuelle et matérielle pour une mise en œuvre indépendante à l'Université de Kankan.

Dans la présente étude, le protocole d'extraction de l'ergostérol a été modifié et adapté. L'étape de congélation et de lyophilisation n'a pu être observée par manque de moyens de conservations des échantillons et mériterait d'être revue.

L'évaluation de l'activité des macroinvertébrés dans le processus de décomposition a été faite sur la base de leur abondance dans les sacs. L'examen des taux de consommation réelle permettrait de mieux apprécier la capacité de fragmentation des litières, et donc leur contribution au processus.

Au cours de cette thèse, nous avons aussi constaté la présence des crabes dans nos rivières. Ces organismes sont reconnus être impliqués dans la fragmentation des litières dans d'autres régions tropicales. Des études pourraient situer leur rôle dans la décomposition de la litière dans ces rivières guinéennes.

Aussi, du fait que les macroinvertébrés détritivores présentent des préférences alimentaires pour le mycélium de certaines espèces fongiques (Arsuffi & Suberkropp, 1984; Graça et al, 1994) et sont capables de sélectionner les zones foliaires qu'elles ont colonisées (Arsuffi & Suberkropp, 1985), l'expérimentation des litières d'autres espèces de plantes permettrait non seulement d'apprécier leur diversité et abondance mais aussi celle des décomposeurs microbiens.

Enfin les différences de taux de décomposition entre les essences utilisées sont aussi observées au cours de ce travail. Des expériences de décomposition sur d'autres espèces de

plantes communes dans les mêmes ou d'autres rivières de la zone d'étude faciliterait ainsi notre compréhension du rôle de ces décomposeurs dans le processus et les facteurs de contrôle.

Références bibliographiques

- Abelho, M. (2001). From litterfall to breakdown in streams: a review. *TheScientificWorldJournal*, 1, 656–80.
- Ainsworth, G. . (1976). introduction to the history of mycology. *U.K, Cambridge, University of Cambridge Press*.
- Alasoadura, S. O. (1968). Some aquatic hyphomycetes from Nigeria. *Transactions of the British Mycological Society*, 51(3–4), 535–540.
- Allan, J., & Johnson, L. (1997). Catchment-scale analysis of aquatic ecosystems. *Freshwater Biology*, 37(1), 107–111.
- Allan J.D. (1995). *Stream Ecology: Structure and Function of Running Waters*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. Basaguren A., Riano P. and Pozo J., 2002. Life history patterns and dietary changes of several caddisfly (Trichoptera) species in a northern Spain stream. *Arch. Hydrobiol.*, 155, 23–41.
- Anastasiou, C. (1963). Some Aquatic Fungi Imperfecti from Hawaii, 36, 202–206.
- Anderson, N H & Sedell, J. R. (1979). Detritus Processing by Macroinvertebrates in Stream Ecosystems. *Annual Review of Entomology Vol.24:1-539*.
- Ardón, M., Stallcup, L. A., & Pringle, C. M. (2006). Does leaf quality mediate the stimulation of leaf breakdown by phosphorus in Neotropical streams? *Freshwater Biology*, 51(4), 618–633.
- Arsuffi, T. L & Suberkropp, K. (1985). Nordic Society Oikos Selective Feeding by Stream Caddisfly (Trichoptera) Detritivores on Leaves with Fungal- Colonized Patches. *Oikos*, Vol. 45, No. 1 Pp. 50-58, 45(1), 50–58.
- Arsuffi, T L & Suberkropp, K. (1984). Nordic Society Oikos Leaf Processing Capabilities of Aquatic Hyphomycetes : Interspecific Differences and Influence on Shredder Feeding Preferences . *Oikos*, Vol. 42, No. 2 , Pp. 144-154, 42(2), 144–154.
- Baldy, V., Chauvet, E., Charcosset, J.-Y., & Gessner, M. O. (2002). Microbial dynamics associated with leaves decomposing in the mainstem and floodplain pond of a large river. *Aquatic Microbial Ecology*, 28, 25–36.
- Baldy, V., & Gessner, M. O. (1997). Towards a budget of leaf litter decomposition in a first-order woodland stream. *Comptes Rendus de l'Académie Des Sciences de Paris, Série III*, 320, 747–758.
- Baldy, V., Gessner, M. O., & Chauvet, E. (1995). Bacteria , fungi and the breakdown of leaf litter in a large river. *Oikos*, 74(1), 93–102.
- Barbault R. (1981). *Ecologie des populations et des peuplements*. Edition Masson, Paris, 200p.
- Barlocher, F et Murdoch, J. (1989). Hyporheic biofilms. a potential food source for interstitial animals. *Hydrobiologia*,.
- Bärlocher, F. (1982). Reproduction and dispersal in aquatic hyphomycetes. *Mycoscience*, 50(1), 3–8.
- Bärlocher, F. (1992a). Recent developments in stream ecology and their relevance to aquatic mycology. In F. Bärlocher (Ed.), *The Ecology of Aquatic Hyphomycetes* (pp. 16–37). Berlin,

Germany: Springer-Verlag.

- Bärlocher, F. (1992b). Research on aquatic hyphomycetes: historical background and overview. In F. Bärlocher (Ed.), *The Ecology of Aquatic Hyphomycetes* (pp. 1–15). Berlin, Germany: Springer-Verlag.
- Bärlocher, F. (2005a). CHAPTER 24 SPORULATION BY AQUATIC HYPHOMYCETES. *Ecology*, (1982), 185–188.
- Bärlocher, F. (2005b). LEAF MASS LOSS ESTIMATED BY LITTER BAG TECHNIQUE. *Analysis*, (1974), 37–42.
- Bärlocher, F. (2009). Reproduction and dispersal in aquatic hyphomycetes. *Mycoscience*, 50(1), 3–8.
- Bärlocher, F. (2010a). Molecular approaches promise a deeper and broader understanding of the evolutionary ecology of aquatic hyphomycetes. *Journal of the North American Benthological Society*, 29, 1027–1041.
- Bärlocher, F. (2010b). Molecular approaches promise a deeper and broader understanding of the evolutionary ecology of aquatic hyphomycetes. *Journal of the North American Benthological Society*, 29(3), 1027–1041.
- Bärlocher, F., & Gracça, M. A. S. (2002). Exotic riparian vegetation lowers fungal diversity but not leaf decomposition in Portuguese streams. *Freshwater Biology*, 47(6), 1123–1135.
- Bärlocher, F., & Kendrick, B. (1976). Hyphomycetes as intermediaries of energy flow in streams. In E. B. J. Jones (Ed.), *Recent Advances in Aquatic Mycology* (pp. 435–446). London: Elek Science.
- Benfield, E. (1996). Leaf breakdown in stream ecosystems. *Methods in Stream Ecology*.
- Benfield, J. . R. . W. and E. . F. . (1986). Vascular Plant Breakdown in Freshwater Ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* , Vol . 17 (1986) , Pp . 567-594, 17(1986), 567–594.
- Benson, L J. & Pearson, R. G. (1993). Litter inputs to a tropical Australian rainforest stream. *Australian Journal of Ecology*, 18(4), 377–383.
- Benstead, J., Rosemond, A., Cross, W. F., Wallace, J., Eggert, S., Suberkropp, K., ... Tant, C. (2009). Nutrient enrichment alters storage and fluxes of detritus in a headwater stream ecosystem. *Ecology*, 90(9), 2556–2566.
- Bilby, R. E. & Bisson, P. A. (1992). Allochthonous versus autochthonous organic matter contributions to the trophic support of fish populations in clear-cut and old-growth forested streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49(3), 540–551.
- Blandin P. (1986). Bioindicateurs et diagnostic des systèmes écologiques. . *Bulletin Ecologique* 17, 215-307.
- Blondel J. (1979). Ecologie et biogéographie. *Edition Masson, Paris*, 173p.
- Boulton, AJ & Boon, P. (1991). A review of methodology used to measure leaf litter decomposition in lotic environments: time to turn over an old leaf? *Australian Journal of Marine and Freshwaterr*.
- Boulton, A. J. (1991). Eucalypt leaf decomposition in an intermittent stream in south-eastern Australia. *Hydrobiologia*, 211(2), 123–136.
- Boulvert, Y. (1992). Eléments d’atlas climatologiques de la région guinéenne et périguinéenne.,. *O.R.S.T.O.M Bondy*.
- Bournaud, M. & G. K. (1980). Diversitt spécifique et structure des peuplements de macroinvertitbres

- benthiques au long d'un tour d'eau: le Furans (Ain). *Acta Oecologica, Oecol. Gener*, vol.1, n°2, 131-150.
- Boyero, L., Pearson, R., Dudgeon, D., Graça, M. A. S., Gessner, M. O., Albariño, R. J., ... Pringle, C. M. (2011). Global distribution of a key trophic guild contrasts with common latitudinal diversity patterns. *Ecology*, 92(9), 1839–1848.
- Boyero, L., Pearson, R., Dudgeon, D., Graça, M., Gessner, M., Albariño, R. J., ... Pringle, C. M. (2011). Global distribution of a key trophic guild contrasts with common latitudinal diversity patterns. *Ecology*, 92(9), 1839–1848.
- Boyero, L., Pearson, R. G., Dudgeon, D., Ferreira, V., Graça, M. A. S., Gessner, M. O., ... Zúñiga, C. (2012). Global patterns of distribution in stream detritivores: implications for biodiversity loss in changing climates. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 134–141.
- Boyero, L., Pearson, R. G., Gessner, M. O., Barmuta, L. a., Ferreira, V., Graça, M. a. S., ... West, D. C. (2011). A global experiment suggests climate warming will not accelerate litter decomposition in streams but might reduce carbon sequestration. *Ecology Letters*, 14, 289–294.
- Boyero, L., Pearson, R. G., Gessner, M. O., Dudgeon, D., Ramírez, A., Yule, C. M., ... Jiggut, T. (2015). Leaf-litter breakdown in tropical streams : is variability the norm ? *Freshwater Science*, in press.
- Boyero, L., Pearson, R. G., Gessner, M. O., Dudgeon, D., Ramírez, A., Yule, C. M., ... Jiggut, T. (2015). Leaf-litter breakdown in tropical streams: is variability the norm? *Freshwater Science*, 34(2), 759–769.
- Boyero, L., Ramírez, A., Dudgeon, D., & Pearson, R. G. (2009). Are tropical streams really different? *Journal of the North American Benthological Society*, 28(2), 397–403.
- Boyero, L., Ramírez, A., Dudgeon, D., Pearson, R. G., & Ramı, A. (2009). Are tropical streams really different? *Journal of the North American Benthological Society*, 28(2), 397–403.
- Brown, L. E., Edwards, F. K., Milner, A. M., Woodward, G., & Ledger, M. E. (2011). Food web complexity and allometric scaling relationships in stream mesocosms: implications for experimentation. *The Journal of Animal Ecology*, 80(4), 884–95.
- Brunke, M., & Gonser, T. O. M. (1999). Hyporheic Invertebrates : The Clinal Nature of Interstitial Communities Structured by Hydrological Exchange and Environmental Gradients Author (s): Matthias Brunke and Tom Gonser Source : Journal of the North American Benthological Society , Vol . 18 ,. *Journal of the North American*, 18(3), 344–362.
- Cairns, J., & Pratt, J. R. (1993). A history of biological monitoring using benthic macroinvertebrates. *Freshwater Biomonitoring and Benthic Macroinvertebrates*, 10–27.
- Callisto, M. (2006). Some laboratory evidences about the Mediterranean shrimp *Atyaephyra desmarestii* feeding on *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn leaf detritus. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 18(2), 225–228.
- Camacho, R., Boyero, L., Cornejo, A., Ibáñez, A., Richard, G., Camacho, R., ... Pearson & Richard G. (2009). Local Variation in Shredder Distribution Can Explain Their Oversight in Tropical Streams. *Tropical Biology and Conservation*, 41(5), 625–632.
- Canhoto, C., & Graça, M. a. S. (1996). Decomposition of *Eucalyptus globulus* leaves and three native leaf species (*Alnus glutinosa*, *Castanea sativa* and *Quercus faginea*) in a Portuguese low order stream. *Hydrobiologia*, 333(2), 79–85.
- Canhoto, C., & Graça, M. a. S. (1999). Leaf Barriers to Fungal Colonization and Shredders (*Tipula lateralis*) Consumption of Decomposing *Eucalyptus globulus*. *Microbial Ecology*, 37(3), 163–172.

- Céréghino, R. (1992). Influences des variations artificielles du débit sur la faune.
- Chan, S. Y., Goh, T. K., & Hyde, K. D. (2000). Ingoldian fungi in Hong Kong. *Fungal Diversity*, 5, 89–107.
- Chara, J., Baird, D., Telfer, T., & Giraldo, L. (2007). A Comparative Study of Leaf Breakdown of Three Native Tree Species in a Slowly-Flowing Headwater Stream in the Colombian Andes. *International Review of Hydrobiology*, 92(2), 183–198.
- Chauvet, E. (1987). Changes in the chemical composition of alder, poplar and willow leaves during decomposition in a river. *Hydrobiologia*, 148(1), 35–44.
- Chauvet, E. (1990). Hyphomycètes aquatiques du sud-ouest de la France. *Univ. Paul Sabatier*.
- Chauvet, E. (1991a). Aquatic Hyphomycete Distribution in South-Western France. *Journal of Biogeography*, 18(6), 699–706.
- Chauvet, E. (1991b). Aquatic Hyphomycete Distribution in South-Western France. *Journal of Biogeography*, 18(6), 699–706.
- Chauvet, E. (1992). Dynamique saisonnière des spores d'hyphomycètes aquatiques de quatre rivières. *Nova Hedwigia*, 54(3–4), 379–395.
- Chauvet, E., Cornut, J., Sridhar, K. R., Selosse, M. A., & Bérthelin, F. (2016). Beyond the water column: Aquatic hyphomycetes outside their preferred habitat. *Fungal Ecology*, 19, 112–127.
- Chauvet, E., & Suberkropp, K. (1998a). Temperature and sporulation of aquatic hyphomycetes. *Applied and Environmental Microbiology*, 64(4), 1522–1525.
- Chauvet, E., & Suberkropp, K. (1998b). Temperature and sporulation of aquatic hyphomycetes temperature and sporulation of aquatic hyphomycetes. *Applied and Environmental Microbiology*, 64(4), 1522–1525.
- Chen, JS, Feng, MG. & Fomelack, T. (2000). Aquatic and aero-aquatic hyphomycetes occurred in central Cameroon, Western Africa. *Pakistan Journal of Biological Sciences* 3(11), ...
- Chergui, H. (1990a). Introduction à l'étude des Hyphomycètes. *Bull. Inst. Sci, 1990 - Israbat.ac.ma*.
- Chergui, H. (1990b). introduction à l'étude des Hyphomycètes du Maroc Oriental. *Bull. Inst.Scies., Rabat, N° 14, Pp. 35-43*.
- Cheshire, K., Boyero, L., & Pearson, R. G. (2005). Food webs in tropical Australian streams: Shredders are not scarce. *Freshwater Biology*, 50(5), 748–769.
- Cornelissen, J. . H. . C. . (1996). An Experimental Comparison of Leaf Decomposition Rates in a Wide Range of Temperate Plant Species and Types : Stable URL. *British Ecological Society*, 84(4), 573–582.
- Cornut, J. (2010). Décomposition de détritus végétaux dans la zone hyporhéique de cours d'eau forestiers: implication du compartiment fongique, 252.
- Cornut, J., Elger, A., Lambrigot, D., Marmonier, P., & Chauvet, E. (2010). Early stages of leaf decomposition are mediated by aquatic fungi in the hyporheic zone of woodland streams. *Freshwater Biology*, 55(12), 2541–2556.
- Corti, R., Datry, T., Drummond, L., & Larned, S. T. (2011). Natural variation in immersion and emersion affects breakdown and invertebrate colonization of leaf litter in a temporary river. *Aquatic Sciences*, 73(4), 537–550.
- Covich, A. P. (1988). Geographical and Historical Comparisons of Neotropical Streams: Biotic Diversity

- and Detrital Processing in Highly Variable Habitats. *Journal of the North American Benthological Society*, 7(4), 361–386.
- Covich, A. P., Crowl, T. A., & Scatena, F. N. (2003). Effects of extreme low flows on freshwater shrimps in a perennial tropical stream. *Freshwater Biology*, 48(7), 1199–1206.
- Cowling, SW. & Waid, J. (1963a). Aquatic hyphomycetes in Australia. *Australian Journal of Science*,.
- Cowling, SW. & Waid, J. . (1963b). Aquatic hyphomycetes in Australia. *Australian Journal of Science*,.
- Crowl, T. A., McDowell, W. H., Covich, A. P., & Johnson, S. L. (2001). Freshwater Shrimp Effects on Detrital Processing and Nutrients in a Tropical Headwater Stream Author (s): Todd A . Crowl , William H . McDowell , Alan P . Covich and Sherri L . Johnson Published by : Wiley Stable URL : 82(3), 775–783.
- Crowl, T. A., Welsh, V., Heartsill-scalley, T., Covich, A. P., Journal, S., American, N., ... Welsh, V. (2006). Effects of different types of conditioning on rates of leaf-litter shredding by *Xiphocaris elongata* , a Neotropical freshwater shrimp Published by : The University of Chicago Press on behalf of the Society for Freshwater Science Stable URL : 25(1), 198–208.
- Cuffney, T.F., Wallace, J. B. & Lugthart, J. (1990). Experimental Evidence Quantifying the Role of Benthic Invertebrates in Organic Matter Dynamics of Headwater Streams. *Freshwater Biology* 23(2):281 - 299.
- Cumberlidge, N. (2006). “Inventaire rapide des crustacés décapodes de la préfecture de Boké en Guinée,” 38–46.
- Cumberlidge, N., & Huguët, D. (2003). Les Crustacés Décapodes du Nimba et de sa région, (Hilgendorf 1893), 211–229 pages.
- Cummins, K., Merritt, R. & Andrade, P. (2005). The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in selected streams and rivers in south Brazil.
- Cummins, K W & Klug, M. J. (1979). Feeding Ecology of Stream Invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics Vol.10:1-422*.
- Cummins, K. W. (1973). Trophic Relations of Aquatic Insects. *Annual Review of Entomology Vol.18:1-472*.
- Cummins, K. W. (1974). Structure and function of stream ecosystems. *BioScience*, 24(11), 631–641.
- Cummins, K. W. (1975). The ecology of running waters: theory and practice.
- Czeczuga, B. & Orłowska, M. (1994). Some aquatic fungi of Hyphomycetes on tree leaves. *Roczniki Akademii Medycznej W*.
- Dajoz, R. (1985). Précis d'écologie. Ecologie fondamentale et appliquée. 5ème Édition. Gauthier Villard. Paris : 505p.
- Dang, C. K., Schindler, M., Chauvet, E., & Gessner, M. O. (2009). Temperature oscillation coupled with fungal community shifts can modulate warming effects on litter decomposition. *Ecology*, 90(1), 122–31.
- Dangles, O., Malmqvist, B., & Laudon, H. (2004). Naturally acid freshwater ecosystems are diverse and functional: evidence from boreal streams. *Oikos*, 104(1), 149–155.
- Datry, Thibault, Corti, Roland & Philippe, M. (2012). Spatial and temporal aquatic-terrestrial transitions in the temporary Albarine River, France: Responses of invertebrates to experimental rewetting. *Freshwater Biology*, 57(4), 716–727.

- Datry, T., Arscott, D. B., & Sabater, S. (2011). Recent perspectives on temporary river ecology. *Aquatic Sciences*, 73(4), 453–457.
- De Pauw, N. et Vanhooren, G. (1983). Méthode d'évaluation de la qualité biologique des cours d'eau en Belgique. *Hydrobiologia Volume 100, Numéro 1*, Pages 153-168.
- Déjoux, C. (1981). Diptères. In Durand et Lévêque 1981. Flore et Faune Aquatiques de l'Afrique Sahélo-soudanienne. Tome II. *Hydrobiologie Eds. O.R.E.S.T.O.M. I.D.T.*
- Descals, E., Palaez, F. et Lopez, L. (1995). Fungal spora of stream foam from central Spain. I. Conidia identifiable to species. *Weinheim/Bergstr.: HR Engelmann*.
- Descals, E & Moya, O. (1996). Fungal spora from streams in the Catalan Pyrenees. In *Bol. Soco Micol. Madrid*.
- Descals, Enrique & Chauvet, E. (1992). Diversité des champignons Ingoldiens de quelques rivières du Sud-Ouest de la France. *Nova Hedwigia*, vol.54 (n°1-2). pp.83-96. ISSN 0029-5035.
- Descals, E. (1978). Muestreo preliminar de hongos ingoldianos de Cataluna. *Rev. Ibérica Micol*, 4:17-32.
- Diomandé, D., Bony, Y. K, Edia, O.E, Konan, K. F and Gourène, G. (2009). Diversité des Macroinvertébrés Benthiques de la Rivière Agnéby (Côte d ' Ivoire ; Afrique de l ' Ouest), 35(3), 368–377.
- Diomandé, D. (2001). Macrofaune benthique et stratégies alimentaires de *Synodontis bastiani* Daget, 1948 et *S. schall*(Bloch & Schneider, 1801) (Bassins Bia et Agnébi; Côte d'Ivoire). *Thèse de Doctorat, Université d'Abobo-Adjamé, Côte d'Ivoire*, 251 P.
- Diomandé D. & Gourène, G. (2005). Premières données sur la macrofaune benthique de l' hydrosystème fluvio-lacustre de la Bia (Côte d ' Ivoire). *Sciences et Nature* 2 (2), 167-176, 2, 167–176.
- Dixon, P. A. (1959). Stream spora in Ghana. *Transactions of the British Mycological Society*, 42(2), 174–176.
- Dobson, M. (2004). Freshwater crabs in Africa. *Freshwater Forum*, 21, 3–26.
- Dobson, M., Magana, A., Mathooko, J. ., & Ndewga, F. K. (2002). Detritivores in Kenyan highland streams:ore evidence for the paucity of shredders in the tropics? *Freshwater Biology*, 47, 909–919.
- Dobson, M., Magana, A., Mathooko, J. M., & Ndegwa, F. K. (2002). Detritivores in Kenyan highland streams: More evidence for the paucity of shredders in the tropics? *Freshwater Biology*, 47(5), 909–919.
- Dobson, M., Magana, A., Mathooko, J., & Ndewga, F. (2002). Detritivores in Kenyan highland streams:ore evidence for the paucity of shredders in the tropics? *Freshwater Biology*, 47, 909–919.
- Dobson, M., Mathooko, J. M., Ndegwa, F. K., & M'Erimba, C. (2003). Leaf litter processing rates in a Kenyan highland stream, the Njoro River. *Hydrobiologia*, 519(1–3), 207–210.
- Duarte, S., Fidalgo, M. L., Pascoal, C., & Cássio, F. (2012). The role of the freshwater shrimp *Atyaephyra desmarestii* in leaf litter breakdown in streams. *Hydrobiologia*, 680(1), 149–157.
- Dudgeon, D. (1982). An investigation of physical and biological processing of two species of leaf litter in Tai Po Kau forest stream, new territories, hong kong.pdf. *Arch. Hydrobiology*.

- Dudgeon, D. (1994). The influence of riparian vegetation on macroinvertebrate community structure and functional organization in six new Guinea streams. *Hydrobiologia*, 294(1), 65–85.
- Dudgeon D. & Wu, K. (1999). Leaf litter in a tropical stream : food or substrate for macroinvertebrates? *Archiv Für Hydrobiologie*, 146(1), 65–82.
- Durand, J.R. et Lévêque, C. (1980). Flore et Faune Aquatiques de l’Afrique Sahelo-soudanienne. Tome I. *Publ. O.R.E.S.T.O.M. I.D.T.*
- Durand, J.R. et Lévêque, C. (1981). Flore et Faune Aquatiques de l’Afrique Sahélo-soudanienne. Tome II. *Hydrobiologie Eds. O.R.E.S.T.O.M. I.D.T.*
- Dynesius M. et Nilson, C. (1994a). Fragmentation qualitatives et quantitatives de la faune benthique d’un ruisseau à truites, la Couse Pavin(PUY-DE-DOME) dues aux pollutions agricoles et urbaines. *Lab. De Zool, Biol. Animal et Écologique. INA-INRA : 24p.*
- Dynesius M. et Nilson, C. (1994b). Fragmentation qualitatives et quantitatives de la faune benthique d’un ruisseau à truites, la Couse Pavin(PUY-DE-DOME) dues aux pollutions agricoles et urbaines. *Lab. De Zool, Biol. Animal et Écologique. INA-INRA : 24p.*
- El-Hissy, FT., Khallil, A M. & Abdel-Aheem, A. A. (1992). Occurrence and distribution of zoosporic fungi and aquatic hyphomycetes in Upper Egypt. *Islamic Academy of Sciences 5 : 3*, 173-179, 173–179.
- Enríquez, S., Duarte, C. M., & Sand-Jensen, K. (1993). Oecologia Review article Patterns in decomposition rates among photosynthetic organisms : the importance of detritus C:N:P content. *Oecologia*, 94, 457–471.
- Enriquez, S., Duarte, C., & Sand-Jensen, K. (1993). Patterns in decomposition rates among photosynthetic organisms: the importance of detritus C: N: P content. *Oecologia*, 94(4), 457–471.
- Epps, K. Y., Comerford, N. B., Reeves, J. B., Cropper, W. P., & Araujo, Q. R. (2007). ecosystem function disconnect. *Soil and Water*, 1831–1840.
- Fabre, E. (1998). Aquatic hyphomycetes in three rivers of southwestern France. III. Relationships between spatial and temporal dynamics. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique*, 76(1), 115–121.
- Ferreira, V., & Chauvet, E. (2012). Changes in dominance among species in aquatic hyphomycete assemblages do not affect litter decomposition rates. *Aquatic Microbial Ecology*, 66(1), 1–11.
- Ferreira, V., Encalada, A. C., & Graça, M. a. S. (2012). Effects of litter diversity on decomposition and biological colonization of submerged litter in temperate and tropical streams. *Freshwater Science*, 31(July), 945–962.
- Ferreira, V., Gulis, V., & Graça, M. A. S. (2006). Whole-stream nitrate addition affects litter decomposition and associated fungi but not invertebrates. *Oecologia*, 149(4), 718–29.
- Fisher, P. J., & Spooner, B. (1987). Two new ascomycetes from Malawi. *Transactions of the British Mycological Society*, 88(1), 47–54.
- Fisher, S. G., & Likens, G. E. (1972). Stream Ecosystem : Organic Energy Budget Published by : Oxford University Press on behalf of the American Institute of Biological Sciences Stable URL : *BioScience*, 22(1), 33–35.
- Forge, P. (1981). Coléoptères. In Durand et Lévêque(Ed). *Faune et Flore de l’Afrique Sahélo-Soudanienne. Tome II.*

- Garcia-Palacios, P., Shaw, E. A., Wall, D. H., & Hittenschwiler, S. (2016). Temporal dynamics of biotic and abiotic drivers of litter decomposition. *Ecology Letters*, 19(5), 554–563.
- Gerino, M., Stora, G., & François-Carcaillet, F., Poggiale, J.C. Gilbert, F., Mermilob-Blondin, F., Desrosiers, G. & Vervier, P. (2003). Macro-invertebrate functional groups in freshwater and marine sediments: a common mechanistic classification. *Vie et Milieu*, 53(4), 221–231.
- Gessner, M. O., Gulis, V., Kuehn, K. A., Chauvet, E., & Suberkropp, K. (2007). Fungal Decomposers of Plant Litter in Aquatic Ecosystems. *Environmental and Microbial Relationships*, 4, 301.
- Gessner, M.O., Bärlocher, F. & Chauvet, E. (2003). Qualitative and quantitative analyses of aquatic hyphomycetes in streams. *Fungal Divers Res Ser*.
- Gessner, M.O., & Chauvet, E. (1994). Importance of Stream Microfungi in Controlling Breakdown Rates of Leaf Litter. *Ecological Society of America*, 75(6), 1807–1817.
- Gessner, Mark O & Chauvet, E. (2002). A case for using litter breakdown to assess functional stream integrity. *Ecological Applications*, 12(2), 498–510.
- Gessner, MO, Bärlocher, F. & Chauvet, E. (2003). Qualitative and quantitative analyses of aquatic hyphomycetes in streams. *Fungal Divers Res Ser*.
- Gessner, MO., Bärlocher, F. & Chauvet, E. (2003). Qualitative and quantitative analyses of aquatic hyphomycetes in streams. *Fungal Divers Res Ser*.
- Gessner, MO., Thomas, M., & Jean-Louis, A. & Chauvet, E. (1993). Stable successional patterns of aquatic hyphomycetes on leaves decaying in a summer cool stream. *Mycological Research*, 97(2), 163–172.
- Gessner, M. (1997). Fungal biomass, production and sporulation associated with particulate organic matter in streams. *Limnetica*, 13(2), 33–44.
- Gessner, M. O. (2005). Ergosterol as a measure of fungal biomass. In M. A. S. Graça, F. Bärlocher, & M. O. Gessner (Eds.), *Methods to Study Litter Decomposition* (pp. 189–195). Dordrecht, The Netherlands: Springer-Verlag.
- Gessner, M. O. (2005). *Methods to Study Litter Decomposition. Amino Acids*.
- Gessner, M. O. (2005). Proximate Lignin and Cellulose. In M.A.S. Graça, F. Bärlocher & M.O. Gessner (eds.), *Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide*, 115 – 120 (p. Chapitre 7).
- Gessner, M. O., Bärlocher, F., & Chauvet, E. (2007). Qualitative and quantitative analysis of aquatic hyphomycetes in streams. In C. K. M. Tsui & K. D. Hyde (Eds.), *Freshwater mycology* (pp. 127–157). Hong Kong: Fungal Diversity Press.
- Gessner, M. O., & Chauvet, E. (1994). Importance of Stream Microfungi in Controlling Breakdown Rates of Leaf Litter. *Ecology*, 75(6), 1807.
- Gessner, M. O., & Chauvet, E. (1997). Growth and production of aquatic hyphomycetes in decomposing leaf litter. *Limnology and Oceanography*, 42(3), 496–505.
- Gessner, M. O., & Chauvet, E. (2002). a Case for Using Litter Breakdown To Assess Functional Stream Integrity. *Ecological Applications*, 12(2), 498–510.
- Gessner, M. O., Chauvet, E., & Dobson, M. (1999). A perspective on leaf litter breakdown in streams. *Oikos*, 85(2), 377–384.
- Gessner, M. O., Chauvet, E., & Dobson, M. (1999). Nordic Society Oikos A Perspective on Leaf Litter Breakdown in Streams Published by : Wiley on behalf of Nordic Society Oikos Stable URL : 85(2),

377–384.

- Gessner, M. O., & Schmitt, A. L. (1996). Use of Solid-Phase Extraction To Determine Ergosterol Concentrations in Plant Tissue Colonized by Fungi, *62*(2), 415–419.
- Gessner, M. O., Swan, C. M., Dang, C. K., McKie, B. G., Bardgett, R. D., Wall, D. H., & Hättenschwiler, S. (2010). Diversity meets decomposition. *Trends in Ecology & Evolution*, *25*(6), 372–380.
- Gnohossou, P., Laleye, Atachi, P. & Moreau, J. (2009). The role of macroinvertebrates in the diets of the dominant fish species in Lake Nokoué, Benin. *African Journal of Aquatic*.
- Goering, HK & Van Soest, P. (1970). Forage fiber analyses (apparatus, reagents, prcedures, and some applications. *USDA Agr Handb*.
- Goh, T. (1997). Tropical freshwater hyphomycetesNo Title. *Biodiversity of Tropical Microfungi*, Pp. 189q228. Hong Kong.
- Gonçalves, J. F., França, J. S., Medeiros, A. O., Rosa, C. A., & Callisto, M. (2006). Leaf breakdown in a tropical stream. *International Review of Hydrobiology*, *91*(2), 164–177.
- Gonçalves, J. F., Graça, M. A., & Callisto, M. (2006). Leaf-litter breakdown in 3 streams in temperate, Mediterranean, and tropical Cerrado climates. *Journal of the North American Benthological Society*, *25*(2), 344–355.
- Gonçalves, J. F., Graça, M. A., & Callisto, M. (2007). Litter decomposition in a Cerrado savannah stream is retarded by leaf toughness, low dissolved nutrients and a low density of shredders. *Freshwater Biology*, *52*(8), 1440–1451.
- Gonçalves, J. F., Graça, M. a. S., & Callisto, M. (2006). Leaf-litter breakdown in 3 streams in temperate, Mediterranean, and tropical Cerrado climates. *Journal of the North American Benthological Society*, *25*(2), 344–355.
- Gonçalves, J. F., Graça, M. A. S., & Callisto, M. (2007). Litter decomposition in a Cerrado savannah stream is retarded by leaf toughness, low dissolved nutrients and a low density of shredders. *Freshwater Biology*, *52*(8), 1440–1451.
- Goncalves, J. J. F., Graça, M. A. S., & Callisto, M. (2007). Litter decomposition in a Cerrado savannah stream is retarded by leaf toughness, low dissolved nutrients and a low density of shredders. *Freshwater Biology*, *52*, 1440–1451.
- Gönczöl, J., & Révay, Á. (2004). Fungal spores in rainwater: stemflow, throughfall and gutter conidial assemblages. *Fungal Diversity*, *16*, 67–86.
- Goos, R. D. (1978). Occurrence of *Triscelophorus monosporus* in upland sites on Oahu, Hawaii. *Mycologia*, *70*, 188–189.
- Graça, M. (2001). The role of invertebrates on leaf litter decomposition in streams—a review. *International Review of Hydrobiology*,.
- Graça, M. A. S. (2001). The role of invertebrates on leaf litter decomposition in streams – a review. *International Review of Hydrobiology*, *86*(4–5), 383–393.
- Graça, M. A. S. (2011). The role of invertebrates on leaf litter decomposition in streams - A review. *International Review of Hydrobiology*, (86), 383–393.
- Graça, M. A. S., Hyde, K., & Chauvet, E. (2016). Aquatic hyphomycetes and litter decomposition in tropical – subtropical low order streams. *Fungal Ecology*, *19*, 182–189.
- Greathead, S. (1961). Some aquatic hyphomycetes in South Africa. *Journal of South African Botany*.

- Griffith, M B & Perry, S. U. E. A. (1993). Colonization and processing of leaf litter by macroinvertebrate shredders in streams of contrasting pH. *Freshwater Biology*, 30(1), 93–103.
- Gulis, V. (2001). Are there any substrate preferences in aquatic hyphomycetes? *Mycological Research*, 105, 1088–1093.
- Gulis, V., Marvanová, L., & Descals, E. (2005). An Illustrated Key to the Common Temperate Species of Aquatic Hyphomycetes. In M. A. S. Graça, F. Bärlocher, & M. O. Gessner (Eds.), *Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide* (pp. 153–167). Dordrecht: Springer Netherlands.
- Gulis, V., & Suberkropp, K. (2003). Interactions between stream fungi and bacteria associated with decomposing leaf litter at different levels of nutrient availability. *Aquatic Microbial Ecology*, 30(Bengtsson 1992), 149–157.
- Gulis, V., & Suberkropp, K. (2003). Leaf litter decomposition and microbial activity in nutrient-enriched and unaltered reaches of a headwater stream. *Freshwater Biology*, 48(1), 123–134.
- Haouchine, S. (2011). Recherche sur la faunistique et l'écologie des macroinvertébrés des cours d'eau de Kabylie. *Mémoire de Magister, Faculté Des Sciences Biologiques et Sciences Agronomiques, Université Mouloud Mammeri de Tizi Ouzou, Algérie*. 157 Pp.
- Harding, J. S., & Winterbourn, M. J. (1995). Effects of contrasting land use on physico-chemical conditions and benthic assemblages of streams in a Canterbury (South Island, New Zealand) river system. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 29(4), 479–492.
- Hart, BT., Maher, B. & Lawrence, L. (1999). New generation water quality guideline for ecosystem protection. *Freshwater Biology*, 41, 347–359.
- Hawkes, H. A. (1979). Invertebrates as indicators of river water quality. In James A. & Evison L. (Eds.), *Biological Indicators of Water Quality 2*. Chichester, Great Britain: Wiley, 1–45.
- Heard, S. B., Schultz, G. A., Ogden, C. B., & Griesel, T. C. (1999). Mechanical abrasion and organic matter processing in an Iowa stream. *Hydrobiologia*, 400, 179–186.
- Hering, T. F. (1965). Succession of fungi in the litter of a lake district Oakwood. *Transactions of the British Mycological Society*, 48(3), 391–408.
- Hieber, M., & Gessner, M. O. (2002). Contribution of Stream Detritivores, Fungi, and Bacteria to Leaf Breakdown Based on Biomass Estimates. *Ecology*, 83(4), 1026–1038.
- Hill, BH. & Webster, J. (1983). Aquatic macrophyte contribution to the New River organic matter budget. *Ann Arbor Science, Ann Arbor MI*, 273–282, 1.
- Hudson, H. J., & Ingold, C. T. (1960). Aquatic hyphomycetes from Jamaica. *Transactions of the British Mycological Society*, 43(3), 469–IN1.
- Hudson, H. J., & Sutton, B. C. (1964). Trisulcosporium and Tetranacrium, two new genera of Fungi imperfecti. *Transactions of the British Mycological Society*, 47, 197–203.
- Hyde, K. D., Goh, T. K., & Steinke, T. D. (1998). Fungi on submerged wood in the Palmiet River, Durban, South Africa. *South African Journal of Botany*, 64(3), 151–162.
- Hyde, K. D., & Jones, E. B. G. (1988). Marine Mangrove Fungi. *Marine Ecology*, 9(1), 15–33.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.1988.tb00196.x>
- Hynes, kaushik et. (1971). This Week ' s Citation Classic. *Brain*, 1982.
- Hynes, H. B. N. (1960). The biology of Polluted Waters. *Liverpool Univ. Press. Liverpool, England*, 202 P.

- Ingold, C. T. (1942). Aquatic hyphomycetes on decaying alder leaves. *Transactions of the British Mycological Society*, 25, 339–417.
- Ingold, C. T. (1956). Stream spora in Nigeria. *Transactions of the British Mycological Society*, 39(1), 108–110.
- Ingold, C. T. (1958). Aquatic hyphomycetes from Uganda and Rhodesia. *Transactions of the British Mycological Society*, 41(1), 109–114.
- Ingold, C. T. (1959). Aquatic spora of Omo Forest, Nigeria. *Transactions of the British Mycological Society*, 42(4), 479–485.
- Ingold, C. T. (1973). Aquatic hyphomycete spores from West Scotland. *Transactions of the British Mycological Society*, 61(2), 251–255.
- Ingold, C. T. (1974). Foam spora from Britain. *Transactions of the British Mycological Society*, 63(3), 487–497.
- Ingold, C. T. (1975). *Guide to aquatic and water-borne Hyphomycetes (Fungi imperfecti) with notes on their biology*. Scientific Publication No. 30.
- Iqbal, S. H. (1971). New aquatic hyphomycetes. *Transactions of the British Mycological Society*, 56(3), 343–352.
- Iqbal, S. H., & Webster, J. (1973a). The trapping of aquatic hyphomycete spores by air bubbles. *Transactions of the British Mycological Society*, 60(1), 37–48.
- Iqbal, S. H., & Webster, J. (1973b). The trapping of aquatic hyphomycete spores by air bubbles. *Transactions of the British Mycological Society*, 60(1), 37–48.
- Irons, J. G., Oswood, M. W., Stout, R. J. & Pringle, C. (1994). Latitudinal patterns in leaf litter breakdown: is temperature really important? *Freshwater Biology*, 32, 401–411.
- Irons, J., Oswood, M., Stout, R., & Pringle, C. (1994). Latitudinal patterns in leaf litter breakdown: is temperature really important? *Freshwater Biology*, 32, 401–411.
- Jabiol, J. (2010). Biodiversité et décomposition des litières dans les cours d'eau: influence des interactions trophiques. *Tel.archives-Ouvertes.fr*.
- Jabiol, J., Bruder, A., Gessner, M. O., Makkonen, M., McKie, B. G., Peeters, E. T. H. M., ... Chauvet, E. (2013a). Diversity patterns of leaf-associated aquatic hyphomycetes along a broad latitudinal gradient. *Fungal Ecology*, 6(5), 439–448.
- Jabiol, J., Bruder, A., Gessner, M. O., Makkonen, M., McKie, B. G., Peeters, E. T. H. M., ... Chauvet, E. (2013b). Diversity patterns of leaf-associated aquatic hyphomycetes along a broad latitudinal gradient. *Fungal Ecology*, 6(5), 439–448.
- Jonathan P. Benstead Biology, T. (1996). Macroinvertebrates and the Processing of Leaf Litter in a Tropical Stream Author (s): Published by : Association for Tropical Biology and Conservation Stable URL : 28(3), 367–375.
- Jones, E. B. G. (2011). Fifty years of marine mycology. *Fungal Diversity*, 50(1), 73.
- Karr, J. R. (1991). Biological integrity. A long-neglected aspect of water resource management. *Applied Ecology*, 1, 66–84.
- Kaushik, N. & Hynes, H. (1971). The fate of the dead leaves that fall into streams. *Arch. Hydrobiol.* 68: 465–515.

- Laitung, B., & Chauvet, E. (2005). Vegetation diversity increases species richness of leaf-decaying fungal communities in woodland streams. *Archiv Für Hydrobiologie*, 164(2), 217–235.
- Larned, S. T. (2000). Dynamics of Coarse Riparian Detritus in a Hawaiian Stream Ecosystem: A Comparison of Drought and Post-Drought Conditions. *Journal of the North American Benthological Society*, 19(2), 215.
- Le'-John, H. B. (1965). Sierra Leone freshwater hyphomycetes. *Transactions of the British Mycological Society*, 48(2), 261–264.
- Lecerf, A., & Chauvet, E. (2008). Intraspecific variability in leaf traits strongly affects alder leaf decomposition in a stream. *Basic and Applied Ecology*, 9(5), 598–605.
- Lévêque, C., Dejoux, C. & Iltis, A. (1983). Limnologie du fleuve Bandama, Côte d'Ivoire. *Hydrobiologia* 100, 113-141.
- Li, Q., Moorhead, D.L., DeForest, J.L., Henderson, R., Chen, J., et Jensen, R. (2009). Forest Ecology and Management Mixed litter decomposition in a managed Missouri Ozark forest ecosystem, 257, 688–694.
- Liski, J., Nissinen, A. Erhard, M. & Taskinen, O. (2003). Climatic effects on litter decomposition from arctic tundra to tropical rainforest. *Global Change Biology*, 9(4), 575–584.
- Lock, M., Costerton, J., Ventullo, R., Wallace, R., & Charlton, S. (1984). River epilithon: toward a structural functional model. *Oikos*, 42, 10-22.
- Lounaci, A. (1987). Recherches hydrobiologiques sur les peuplements d'invertébrés benthiques du bassin de l'Oued Aissi (grande Kabylie). *Thèse de Magister, U.S.T.H.B.*, 133p.
- Lozano, S. J., Scharold, J. V., & Nalepa, T. F. (2001). Recent declines in benthic macroinvertebrate densities in Lake Ontario. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(3), 518–529.
- Maamri, A., Chauvet, E. & Chergui, H. (1998). Microbial dynamics on decaying leaves in a temporary Moroccan river. I-Fungi. *Archiv Fur*.
- Maamri, A., Bärlocher, F., Pattee, E., & Chergui, H. (2001). Fungal and Bacterial Colonisation of *Salix pedicellata* Leaves Decaying in Permanent and Intermittent Streams in Eastern Morocco. *International Review of Hydrobiology*, 86(1992), 337–348.
- Maamri, A., Chauvet, E., Chergui, H., Gourbière, F., & Pattee, E. (1998). Microbial dynamics on decaying leaves in a temporary Moroccan river. I – Fungi. *Archiv Für Hydrobiologie*, 144(1), 41–59.
- Maamri, A., Chergui, H., & Pattee, E. (1997). Leaf litter processing in a temporary northeastern Moroccan river. *Archiv Für Hydrobiologie*, 140(4), 513–531.
- Makkonen, M., Berg, M. P., Handa, I. T., Hättenschwiler, S., van Ruijven, J., van Bodegom, P. M., & Aerts, R. (2012). Highly consistent effects of plant litter identity and functional traits on decomposition across a latitudinal gradient. *Ecology Letters*, 15(9), 1033–1041.
- Marvanová, L. (1973). Note on *Lateriramus uni-inflata*. *Transactions. of the British Mycological Society* 60:145-147.
- Marvanová, L. (1997). Freshwater hyphomycetes: a survey with remarks on tropical taxa. *Tropical Mycology*, 1997 - Science Publ. USA.
- Marvanova L., P. M. (1969). Aquatic hyphomycetes in Cuba. *Česka Mykol.*, 23, 133-140.
- Masese, F. O., Kitaka, N., Kipkemboi, J., Gettel, G. M., Irvine, K., & McClain, M. E. (2014).

- Macroinvertebrate functional feeding groups in Kenyan highland streams: evidence for a diverse shredder guild. *Source: Freshwater Science*, 33(2), 435–450.
- Mathooko, J. M., Magana A. M & Nyang, I. M. (2000). Decomposition of *Syzygium cordatum* leaves in a Rift valley stream ecosystem. *Afr. J. Ecol.* 38: 365–368.
- Mathooko, J. M., M'Erimba, C. M., & Leichtfried, M. (2000). Decomposition of leaf litter of *Dombeya goetzenii* in the Njoro River, Kenya. *Hydrobiologia*, 418(1–3), 147–152.
- Mathooko, J. M., & Mavuti, K. M. (1992). Composition and seasonality of benthic invertebrates, and drift in the Naro Moru River, Kenya. *Hydrobiologia*, 232(1), 47–56.
- Mathooko, J. M., Morara, G. O., & Leichtfried, M. (2001). Leaf litter transport and retention in a tropical Rift Valley stream: an experimental approach. *Hydrobiologia*, 443(1), 9–18.
- Mathuriau, C., & Chauvet, E. (2002a). Breakdown of Leaf Litter in a Neotropical Stream. *Journal of the North American Benthological Society*, 21(3), 384–396.
- Mathuriau, C., & Chauvet, E. (2002b). Breakdown of Leaf Litter in a Neotropical Stream. *Journal of the North American Benthological Society*, 21(3), 384–396.
- McKie, B G., Woodward, G., Hladysz, S., Nistorescu, M., Preda, E., Popescu, C., Giller, P S. & Malmqvist, B. (2008). Ecosystem functioning in stream assemblages from different regions: contrasting responses to variation in detritivore richness, evenness and density. *The Journal of Animal Ecology*, 77(3), 495–504.
- Mebarki, M. (2001). Etude hydrobiologique de trois réseaux hydrographiques de Kabylie (Parc National du Djurdjura, Oued Sébaou et Oued Boghni) : faunistique, écologie et biogéographie des macroinvertébrés benthiques. *Thèse de Magister*.
- Melillo, J. M., Naiman, R. J., Aber, J. D., & Eshleman, K. N. (1983). The influence of substrate quality and stream size on wood decomposition dynamics. *Oecologia*, 58(3), 281–285.
- Merritt, R. W., Cummins, K. W., & Berg, M. (2008). . An introduction to the aquatic insects of North America. *Iowa: Kendall/Hunt Publishing Company*.
- Michael, A.S. Taboski, Thomas G, Rand, Adam Piorko. (2005). Lead and cadmium uptake in the marine fungi *Corollospora lacera* and *Monodictys pelagica*. *Archiv. FEMS Microbiology Ecology*, Vol 53, Issue 3;1, P: 445-453.
- Michaelides, J., & Kendrick, B. (1978). An investigation of factors retarding colonization of conifer needles by amphibious hyphomycetes in streams. *Mycologia*, 70, 419–430.
- Monod, T. (1980). Décapodes. In. Faune et flore de l'Afrique sahélo-soudanienne. In *durand, J.R. & Léveque, C., 1980, 368-389*.
- Monoury, E. (2013). Fonctionnement écologique des zones de dépôt dans les ruisseaux : contribution des invertébrés benthiques aux processus de décomposition des litières et de bioturbation. *Thèse de Doctorat Es Sciences. Univ. Paul Sabatier, Toulouse : 496p*.
- Moss, B. (2007). Rapid shredding of leaves by crabs in a tropical African stream. *Verhandlungen Der Internationalen Vereinigung Für Theoretische Und Angewandte Limnologie* 29:147– 150.
- Moubayed, Z. (1986). Recherches sur la faunistique, l'écologie et la zoogéographie de trois réseaux hydrographiques du Liban : l'Assi, le Litani et le Beyrouth. *Thèse de Doctorat Es Sciences. Univ. Paul Sabatier, Toulouse : 496p*.
- Mwanake, W. . (2010). LEAF TOUGHNESS AS A MEASURE OF DECOMPOSITION RATES OF SELECTED TREE SPECIES IN THE RIVER NJORO, KENYA. *B.Sc. APPLIED AQUATIC SCIENCE*.

- Mwangi, S. W. (2000). Partnerships in urban environmental management: an approach to solving environmental problems in Nakuru, Kenya. *Environment and Urbanization*, 12(2), 77–92.
- N’Zi, G.K, Gooré, G., Kouamélan, E.P., Koné, T., V. N’Douba, V. & Ollevier, F. (2008). Influence des facteurs environnementaux sur la répartition spatiale des crevettes dans un petit bassin ouest africain – rivière Boubo –Côte d’Ivoire. *TROPICULTURA*, 2008, 26, 1, 17-23.
- Naeem, S., & Wright, J. P. (2003). Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: Deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters*, 6(6), 567–579.
- Nawawi, A. (1985). Aquatic hyphomycetes and other water-borne fungi from Malaysia. *Malayan Nature Journal*, .
- Newell, S. Y. & Fell, J. W. (1994). Parallel testing of media for measuring frequencies of occurrence for Halophytophthora spp.(Oomycota) from decomposing mangrove leaves. *Archiv. Canadian Journal of Microbiology*, 40(4), 250-256.
- Niasse, Madiodio, Afouda, Abel, A. et A. (2004). *Réduire la vulnérabilité de l’Afrique de l’Ouest aux impacts du climat sur les ressources en eau, les zones humides et la désertification: Elements de stratégie nationale de préparation et d’adaptation*. UICN, Gland, Suisse et Cambridge, Royaume-Uni. xviii +71pp.
- Nikolcheva, L. G., & Bärlocher, F. (2005). Seasonal and substrate preferences of fungi colonizing leaves in streams: traditional versus molecular evidence. *Environmental Microbiology*, 7(2), 270–80.
- Nilsson, S. (1962). Some aquatic hyphomycetes from South America. *Svensk Botanisk Tidskrift*, 56(2), 351–361.
- Nilsson, S. (1964). Freshwater hyphomycetes. Taxonomy, morphology and ecology. *Symbolae Botanicae Upsalienses*, 18, 1–130.
- Ostrofsky, M. (1997). Relationship between Chemical Characteristics of Autumn-Shed Leaves and Aquatic Processing Rates. *Journal of the North American Benthological Society*, 16(4), 750–759.
- Padgett, D. E. (1976). Leaf Decomposition by Fungi in a Tropical Rainforest Stream. *Biotropica*, 8, 166–178.
- Paul R.W., Benfield E. F., & Cairns J. Jr. (1983). Dynamics of leaf processing in a medium-sized river. Pages 403-423, in : Fontaine T.D III & S.M. Bartell(ed.) *Dynamic of Lotic Ecosystems*. Ann Arbor Press, Ann Arbor, Michigan.
- Pearson, R. G. & Tobin, R. K. (1989). Litter consumption by invertebrates from an Australian tropical rainforest stream. *Archiv Für Hydrobiologie*, 116(1), 71–80.
- Petersen, R.C. & Cummins, K. W. (1974). Leaf processing in a woodland stream*. *Freshwater Biology*, 4(4), 343–368.
- Philip A . Lewis, D. J. . K. and W. T. (2001). Perspectives on Use of a Multimetric Lake Bioassessment Integrity Index Using Benthic Macroinvertebrates. *Northeastern Naturalist*, Vol. 8, No. 2 (2001), Pp. 233-246, 8(2), 233–246.
- Philippon, B. (1981). Diptères Simuliidae. In *Durand et Lévêque, 1981. Faune et Flore de l’Afrique Sahélo-Soudanienne*. ORSTOM.
- Phillippon B. (1978). L’Onchocercose humaine en Afrique de l’Ouest. *Initiation ORSTOM, Paris*. 193 Pages.
- Pielou, E. C. (1966). Shannon’s formula as measure of specific diversity; its use and measure.

American Naturalist, 100p.

- Pinna, M., & Basset, A. (2004). Summer drought disturbance on plant detritus decomposition processes in three River Tirso (Sardinia, Italy) sub-basins. *Hydrobiologia*, 522(1–3), 311–319.
- Poisson, R. (1957). Hétéroptères aquatiques. . In P. Lechevalier(Ed), *Faune de France, C.N.R.S. (Paris)*, 61 : 246p.
- Pringle, C. M., Blake, G. A., Covich, A. P., Buzby, K. M., & Finley, A. (1993). Oecologia Original papers Effects of omnivorous shrimp in a montane tropical stream : Epilobocera Macrobrachi Atya Xi phocari s. *Methods*, 1–11.
- Progesfor. (1995). Proces-verbal d'aménagement des forets de Ziama et Diecke. *Volume 1: Presentation Generale. Ministere de l'Agriculture de l'Elevage et Des Forets, Direction Nationale Des Forets et de La Faune*.
- Rajashekhar, M., & Kaveriappa, K. (2003). Diversity of aquatic hyphomycetes in the aquatic ecosystems of the Western Ghats of India. *Hydrobiologia*, 501, 167–177.
- Ramade, R. (2008). Dictionnaire encyclopédique des sciences de la nature et de la biodiversité. *Edition Dunod, Paris*, 1152p.
- Ramírez, A. & Pablo, E. G. (2014). Functional feeding groups of aquatic insect families in Latin America: a critical analysis and review of existing literature. *Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol. ISSN-0034-7744) Vol. 62 (Suppl. 2): 155-167*.
- Ramirez, A., & Pringle, C. M. (1998). Structure and Production of a Benthic Insect Assemblage in a Neotropical Stream Author (s): Alonso Ramírez and Catherine M . Pringle Source : Journal of the North American Benthological Society , Vol . 17 , No . 4 (Dec . , 1998), Published by : The Uni, 17(4), 443–463.
- Ranzoni, F. (1953). The aquatic hyphomycetes of California. *Farlowia*.
- Ranzoni, F. . (1979). Aquatic Hyphomycetes from Hawaii. *Mycological Society of America*, 71(4), 786–795.
- Raviraja, N. S., Sridhar, K. R., & Bärlocher, F. (1998). Fungal species richness in Western Ghat streams (southern India): Is it related to pH, temperature or altitude? *Fungal Diversity*, 1, 179–191.
- Reich,PB & Oleksyn, J. (2004). Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *National Academy of Sciences*.
- Rier, S. T., Tuchman, N. C., Wetzel, R. G., & Teeri, J. A. (2002). Elevated-CO₂-induced changes in the chemistry of quaking aspen (*Populus tremuloides* Michaux) leaf litter: subsequent mass loss and microbial response in a stream ecosystem. *Journal of the North American Benthological Society*, 21(1), 16–27.
- Rincón, J. & Santelloco, R. (2009). Aquatic fungi associated with decomposing *Ficus* sp . leaf litter in a neotropical stream. *American, North Society, Benthological*, 28(2), 416–425.
- Rosemond, AD, Pringle, CM., & Ramírez, A. (1998). Macroconsumer effects on insect detritivores and. *Freshwater Biology*, 515–523.
- Rosenberg, DM. & Resh, V.-. (1993). Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates. *Freshwater Biomonitoring and Benthic*.
- Rounick, J., & Winterbourn, M. (1983). Leaf processing in 2 contrasting beech forest streams – effects of physical and biotic factors on litter breakdown. *Archiv Für Hydrobiologie*, 96, 448–474.

- Rueda-Delgado, G., Wantzen, K. M., & Tolosa, M. B. (2006). Leaf-litter decomposition in an Amazonian floodplain stream: effects of seasonal hydrological changes. *Journal of the North American Benthological Society*, 25(1), 233–249.
- Ryder, D. S. & Horwitz, P. (1995). Seasonal water regimes and leaf litter processing in a wetland on the Swan Coastal Plain, Western Australia. *Marine and Freshwater Research*, 46(7), 1077–1084.
- Sakayaroj, J., Phongpaichit, S., & Jones, E. B. G. (2005). Viability and biodiversity of freshwater hyphomycetes in foam at Ton Nga Chang Wildlife-Sanctuary, Songkhla, southern Thailand. *Fungal Diversity*, 18, 135–145.
- Sanogo, S., Kabré, A.J.T. et Cecchi, P. (2014). Inventaire et distribution spatio-temporelle des macroinvertébrés bioindicateurs de trois plans d' eau du bassin de la Volta au Burkina Faso ., 8(June), 1005–1029.
- Sanogo, S. et Kabré, T. J. A. (2014). Dynamique de structuration spatio-temporelle des populations de familles de macroinvertébrés dans un continuum lac de barrage –effluent-fleuve, Volta Burkina Faso. *Journal of Applied Biosciences* 78: 6630 – 6645 ISSN 1997–5902.
- Santos-Flores, C.J. & Betancourt-López, C. (1997). Aquatic and water-borne Hyphomycetes (Deuteromycotina): in streams of Puerto Rico, including records from other Neotropical locations. *College of Arts and Sciences, University of Puerto Rico*.
- Sarr, A., Kinzelbach, R. & Diouf, M. (2011). Diversité spécifique et écologie des mollusques continentaux de la basse vallée du Ferlo(Sénégal). *MalaCo* 7, 383-390.
- Schoenlein-Crusius, I. (2002). Aquatic Hyphomycetes from cerrado regions in the state of São Paulo, Brazil. *Mycotaxon*.
- Schoenlein-Crusius, I. H., & Grandi, R. A. P. (2003). The diversity of aquatic Hyphomycetes in South America. *Brazilian Journal of Microbiology*, 34(3), 183–193.
- Shannon C.E and Weaver V. (1949). The mathematical theory of communication. *Urbana, IL: University of Illinois Press*.
- Sinclair, R. C., & Eicker, A. (1983). Ten interesting species of aquatic {Hyphomycetes} from {South} {Africa}. *Bothalia*, 14(3 & 4), 939–942.
- Sivichai, S., Hywel-Jones, N., & Jones, E. B. G. (1998). Lignicolous freshwater ascomycota from Thailand: 1.Ascotaiwania sawada and its anamorph stateMonotosporella. *Mycoscience*, 39(3), 307–311.
- Smits, G., Fernández, R., & Cressa, C. (2007). *PRELIMINARY STUDY OF AQUATIC HYPHOMYCETES*. *Acta Botanica Venezuela*.
- Sridhar, K., & Kaveriappa, K. (1992a). Aquatic hyphomycetes of Western Ghat streams, India. *Sydowia*, 44, 66–77.
- Sridhar, K., & Kaveriappa, K. (1992b). Aquatic hyphomycetes of Western Ghat streams, India. *Sydowia*, 44, 66–77.
- Sridhar, K. R., & Kaveriappa, K. M. (1989). Colonization of leaf litter by aquatic hyphomycetes in a tropical stream. *Archiv Für Hydrobiologie*, 112(4), 627–630.
- Stout, R. J. (1989). Effects of Condensed Tannins on Leaf Processing in Mid-Latitude and Tropical Streams: A Theoretical Approach. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46(7), 1097–1106.
- Strahler, A. N. (1957). Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Eos, Transactions*

- American Geophysical Union*, 38(6), 913–920.
- Suberkropp, K., Godshalk G. L. & Klug, M. J. (1976). Changes in the Chemical Composition of Leaves During Processing in a Woodland Stream. *Ecology*, 57(4), 720–727.
- Suberkropp, K. (1984). Effect of temperature on seasonal occurrence of aquatic hyphomycetes. *Transactions of the British Mycological Society*, 82(1), 53–62.
- Suberkropp, K. (1991). Relationships between growth and sporulation of aquatic hyphomycetes on decomposing leaf litter. *Mycological Research*, 95(7), 843–850.
- Suberkropp, K. (1998). Effect of dissolved nutrients on two aquatic hyphomycetes growing on leaf litter. *Mycological Research*, 102(8), 998–1002.
- Suberkropp, K., & Chauvet, E. (1995). Regulation of Leaf Breakdown by Fungi in Streams: Influences of Water Chemistry. *Ecology*, 76(5), 1433–1445.
- Suzuki, S. & Nimura, H. (1961). Relation between the distribution of aquatic hyphomycetes in Japanese lakes and lake types. *Botanical Magazine, Tokyo* 74: 51-55.
- Tachet, H., Richoux, P., Bournaud, M., U.-P. P. (2006). Invertébrés d'eau douce: systématique, biologie, écologie. *CNRS 2eme Editions, (Paris) 588pp*.
- Tachet, H., Richoux, P., Bournaud, M., & Usseglio-Polatera, P. (2010). *Invertébrés d'eau douce : systématique, biologie, écologie*. CNRS Editions.
- Tank, J. L., Rosi-Marshall, E. J., Griffiths, N. A., Entekin, S. A., & Stephen, M. L. (2010). A review of allochthonous organic matter dynamics and metabolism in streams. *Freshwater Biology*, 29(February), 118–146.
- Tenkiano, N. & Chauvet, E. (2017). Tropical Shift in Decomposers' Relative Contribution to Leaf Litter Breakdown in Two Guinean Streams. *Biotropica*, 49(4), 439-442.
- Testard, P. (1981). Odonates. In *Durand et Lévêque(Ed). Faune et Flore de l'Afrique Sahélo-Soudanienne. Tome II*.
- Thomas, K. 1996. (1996). Freshwater fungi. Fungi of Australia. *Australian Biological Resources*.
- Thompson, R. M., & Townsend, C. R. (2000). Is resolution the solution ? the effect of taxonomic resolution of three stream food webs . on the calculated properties, 1–13.
- Tomanova, S., Goitia, E., & Helešić, J. (2006). Trophic levels and functional feeding groups of macroinvertebrates in neotropical streams. *Hydrobiologia*, 556(1), 251–264.
- Townsend, C. R. & Hildrew, A. G. (1994). Species traits in relation to a habitat templet for river systems. *Freshwater Biology*, 31(3), 265–275.
- Triska, F. J., Sedell, J. R., & Buckley, B. (1975). The processing on conifer and hardwood leaves in two coniferous forest streams: II. Biochemical and nutrient changes. *Verhandlungen Internationale Vereinigung Limnologie*, 19(130), 1628–1639.
- Tubaki, K. (1957). Studies on Japanese hyphomycetes (III) Aquatic group. *Bull. Nat. Sci. Mus. (Tokyo)* 41:249-268.
- Tubaki, K. (1958). Studies on Japanese hyphomycetes V. *Journ. Hattory. Bot. Lab.* 20:142-244.
- Tubaki, K. (1960). On the Japanese aquatic Hyphomycetes. Scum and foam group, referring to the preliminary survey of the snow group. *Nagaoa*.
- Tubaki, K. (1965). Short note on aquatic spora in east New Guinea, Trans. *Mycol. Soc, Japan* 6:11.

- Vannote, R., Minshall, G., Cummins, K., Sedell, J., & Cushing, C. (1980). The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37, 130–137.
- Verneaux J. et Tuffery G. (1967). Une méthode zoologique pratique de détermination de la qualité biologique des eaux courantes. Indices biotiques. *Ann. Scient. Univ. Besançon, Zool.* (3): 73-90.
- Vondel, v. B. & Dettner, K. (1997). Insecta: Coleoptera: Haliplidae, Noteridae, Hygrobidae. *Süßwasser Fauna von Mitteleuropa* 20, 147 Pp.
- Walker, I. & Ferreira, M. J. N. (1985). On the population dynamics and ecology of the shrimp species (Crustacea, Decapoda, Natantia) in the Central Amazonian river Tarum??-Mirim. *Oecologia*, 66(2), 264–270.
- Walker, P. . A. H. and I. (1986). On the Leaf Litter Community of the Amazonian Blackwater Stream Tarumazinho Author (s): Published by : Cambridge University Press Stable URL : 2(1), 1–16.
- Wallace, J. B., Eggert, S. L., Meyer, J. L., & Webster, J. R. (1997). Multiple Trophic Levels of a Forest Stream Linked to Terrestrial Litter Inputs. *Science*, 277(5322), 102–104.
- Wallace, J. B., & Webster, J. R. (1996). The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function. *Annual Review of Entomology*, 41(131), 115–39.
- Wangari, E. O. (1986). « Communication sur l’aperçu du programme sur l’Homme et la biosphère ». In *Écologie D’un Système Spécifique À Usages Multiples : La Mangrove. UNESCO-MAB*, 290p.
- Wantzen, K. M., & Wagner, R. (2006). Detritus processing by invertebrate shredders: a neotropical–temperate comparison. *Journal of the North American Benthological Society*, 25(1), 216–232.
- Wantzen, K. M., & Wagner, R. (2006). Detritus processing by invertebrate shredders: a neotropical–temperate comparison. *Journal of the North American Benthological Society*, 25(1), 216–232.
- Wantzen, K. M., Wagner, R., Suetfeld, R., & Junk, W. J. (2002). How do plant-herbivore interactions of trees influence coarse detritus processing by shredders in aquatic ecosystems of different latitudes? *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 28, 815–821.
- Wantzen Junk, W.J., K. M. (2000). The importance of stream wetland systems for biodiversity - A tropical perspective. *Biodiversity in Wetlands: Assessment, Function and Conservation* , 11–34.
- Ward, GM. & Cummins, K. (1979). Effects of Food Quality on Growth of a Stream Detritivore , *Paratendipes Albimanus* (Meigen) (Diptera : Chironomidae). *Ecology*, 60(1), 57–64.
- Webster, J., Marvanova, L. et Eicker, A. (1994). Spores from foam from South African rivers. *Nova Hedwigia*. 59: 379-398.
- Webster, J R & Benfield, F. (1986). Vascular Plant Breakdown in Freshwater Ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* Vol.17:1-693.
- Webster, J. (1975). Further studies of sporulation of aquatic hyphomycetes in relation to aeration. *Transactions of the British Mycological Society*, 64(1), 119–IN7.
- Webster, J. (1992). Anamorph–teleomorph relationships. In F. Bärlocher (Ed.), *The Ecology of Aquatic Hyphomycetes* (pp. 99–117). Berlin, Germany: Springer-Verlag.
- Webster, J., & Descals, E. (1981). Morphology, distribution and ecology of conidial fungi in freshwater habitats. In G. Cole & B. Kendrick (Eds.), *The biology of conidial fungi*, vol. 1 (pp. 295–355). New-York: Academic Press.
- Webster, J. R., Wallace, J. B., & Benfield, E. F. (2006). Organic processes in streams of the eastern United States. *River and Stream Ecosystems of the World*, 117–187.

- Wieder, R. K. & Lang, G. E. (1982). A critique of the analytical methods used in examining decomposition data obtained from litter bags. *Ecology* 63: 1636–1642.
- Winterbourn M.J. (1995). Rivers and streams of New Zealand. In: River and Stream Ecosystems (Eds C.E. Cushing, K.W. Cummins & G.W. Minshall), pp. 695–716. *Ecosystems of the World* 22, Elsevier Press, New York.
- Wong, M. K. M., Goh, T., Hodgkiss, I. J., Hyde, K. D., Ranghoo, V. M., Tsui, C. K. M., ... Yuen, T. (1998). Role of fungi in freshwater ecosystems. *Ecology*, 1206, 1187–1206.
- Yapo, M.L., Atse, B.C et Kouassi, P. (2012). Inventaire des insectes aquatiques des étangs piscicoles au sud de la Cote d'Ivoire. *Journal of Biosciences* 58 :4208-4222.
- Yoder C.O & Rankin E.T. (1995). Biological response signatures and the area degradation value: new tools for interpreting multimetric data. In: *Biological Assessment and Criteria: Tools for Water Resources Planning and Decision Making (Chapter 17)*, Davis, W.S et T.P. Simon (Eds), Lewis.
- Yuan, Z. Y., & Chen, H. Y. H. (2009). Global trends in senesced-leaf nitrogen and phosphorus. *Global Ecology and Biogeography*, 18(5), 532–542.
- Yule, Catherine M., Leong, Mun Yi, Liew, Kong Cheng, Ratnarajah, Lavenia, Schmidt, Katrin, Wong, Hooi Ming, Pearson, Richard G., & Boyero, L. (2009). Shredders in Malaysia: abundance and richness are higher in cool upland tropical streams. *Journal of the North American Benthological Society*, 28 (2). Pp. 404-415.
- Yule, C. M. (1996). Trophic Relationships and Food Webs of the Benthic Invertebrate Fauna of Two Aseasonal Tropical Streams on Bougainville Island , Papua New Guinea Author (s): Catherine Mary Yule Published by : Cambridge University Press 12(4), 517–534.
- Zoumanigui, K. et Konomou, M. F. (2000). Affinage du zonage agro-écologique de la Guinée Forestière. *Rapport IRAG*, 85p.

Annexes

1. Tropical Shift in Decomposers' Relative Contribution to Leaf Litter Breakdown in Two Guinean Streams

2. Leaf litter decomposition in Guinean savannah streams

3. Biodiversity and biogeography of stream litter fungi and bacteria across the globe

4. Tableaux supplémentaires des données d'inventaire

Tropical Shift in Decomposers' Relative Contribution to Leaf Litter Breakdown in Two Guinean Streams

Tenkiano et Chauvet, 2017, *Biotropica*, 49(4), 439-442. DOI: 10.1111/btp.12451



INSIGHTS

Tropical Shift in Decomposers' Relative Contribution to Leaf Litter Breakdown in Two Guinean Streams

Nathalie Tenkiano^{1,2} & Eric Chauvet^{2,3}

¹University of Kankan, Republic of Guinea

²University of Toulouse; UPS, INPT; CNRS; EcoLab, 31062 Toulouse, France

ABSTRACT

The hypothesis that leaf litter breakdown in Guinean streams is governed by microorganisms was confirmed, supporting the reported latitudinal shift in decomposers' contribution to this process. The large body size of dominant macroinvertebrate decomposers (shrimps) only partially compensated for their very low densities. In contrast with other tropical regions mostly dominated by insect larvae, the functional consequences of global warming on these stream ecosystems may be less severe due to the lower sensitivity of crustaceans to temperature increase.

RÉSUMÉ (in French)

Une prédominance des microorganismes dans la décomposition des litières dans des rivières guinéennes est mise en évidence, confirmant l'hypothèse d'un changement latitudinal dans la contribution des décomposeurs au processus. La grande taille des décomposeurs macroinvertébrés dominants (crevettes) ne compense que partiellement leur très faible densité. A la différence de nombreuses rivières tropicales dominées par les larves d'insectes, les conséquences du réchauffement climatique sur le fonctionnement écosystémique de ces cours d'eau guinéens pourraient être moins sévères en raison de la plus faible sensibilité des crustacés à une augmentation de température.

Key words: aquatic hyphomycete, decomposition, detritivorous macroinvertebrate, diversity, function, fungi, latitudinal pattern, shrimp.

Tweetable abstract: Microbes outweigh invertebrates in litter breakdown in Guinean streams

LEAF LITTER BREAKDOWN IS A CRUCIAL PROCESS FOR HEADWATER STREAMS (Wallace *et al.* 1997). Such ecosystems, at both high and low latitudes, receive large amounts of plant litter, i.e. mainly dead leaves, which are at the basis of the stream detrital food web. Litter breakdown and the dynamics and relative contribution of decomposer types in temperate streams are now very well documented, While increasing information on litter breakdown from tropical streams is available, the relative implication of microorganisms and invertebrates has received less attention (Gonçalves *et al.* 2007, Jinggut & Yule 2015, and the inter-regional comparison in Boyero *et al.* 2015 are among exceptions). Microbial breakdown is assumed to be higher because of the higher temperatures, and possibly lower competition for the resource, prevailing in tropical streams (Irons *et al.* 1994). In contrast, the implication of leaf-shredding invertebrates in the tropics, due to their generally lower abundance and body size, particularly for insect larvae (but see Yule *et al.* 2009), is hypothesized to be weaker than that in temperate regions. Nevertheless it must be stressed that the contribution of tropical invertebrates may be underestimated due to the poor knowledge of their diet and local variability effects (Camacho *et al.* 2009). These latitudinal patterns tend to be well supported by the results of a global study (Boyero *et al.* 2011). However, like in other global studies, a limitation to generalization lies in the paucity of data from some tropical regions, with e.g. in the latter study for Africa only one site (Kenya) also well documented by other studies (Dobson *et al.* 2002, Masese *et al.* 2014) but located in the Eastern region. In the present study conducted on two litter species in two streams of Guinea, we evaluated whether the relative contribution of microbial and invertebrate decomposers conformed to these patterns, i.e. high microbial breakdown *versus* low invertebrate-driven breakdown in reference to their temperate counterparts. In addition to

document the hypothesized discrepancy in decomposers' relative involvement across latitudes, our second objective was to evaluate the specific impact of global climatic changes on this ecosystem process. Because some tropical regions such as Western Africa are predicted to suffer severe warming during early and late 21st century (IPCC 2013) and leaf litter represents an important portion of the organic carbon stock, consequences on the fate of carbon may be substantial while different from those in temperate regions.

Our study was conducted in two headwater streams located in the vicinity of Macenta in Forested Guinea, a typically forested region at low-medium altitude in Southeastern Guinea (Western Africa) near the border with Liberia. Facély Mara and Noulava are first-order oligotrophic streams running under a diverse deciduous forest. Substratum consisted in sand, gravel and cobbles. Water temperature recorded over the leaf breakdown experiment was stable around 22°C. *Albizia zigia* (DC.) J.F. Macbr. and *Millettia zechiana* Harms are two common tree species in the vicinity of both streams and in Western Africa. Both species exhibit rather similar leaf traits even though the former had slightly higher N content than the latter (C:N ratios of 11.6 and 9.8, respectively). Five g (\pm 0.05 g) of freshly-fallen leaves from either species were enclosed in coarse (CM, 9 mm) and fine mesh (FM, 0.5 mm) bags. A total of 96 leaf bags (2 leaf species \times 2 mesh sizes \times 2 streams \times 3 blocks \times 4 dates) were prepared and sets of 16 bags (2 leaf species \times 2 mesh sizes \times 4 dates) were exposed in each of three blocks along each stream on 11 June 2014. CM bags allowed access to both macroinvertebrate and microbial decomposers while FM bags restricted leaf decomposition to microorganisms. As shown by visual inspection, FM bags did not contain any invertebrates except in rare occasions where very few and tiny individuals occurred but did not, or only

marginally, contribute to leaf breakdown. One leaf bag per leaf species, mesh size, block and stream was removed after 2, 4, 6 and 8 weeks. Biological and chemical determinations on retrieved litter material followed standard procedures (Graça *et al.* 2005; see Appendix S1). Breakdown rate, k , was determined according to

the exponential model: $M_t = M_0 \cdot e^{-k \cdot t}$, where M_t and M_0 are the remaining and initial ash free dry mass (AFDM) of leaves, respectively, and t the exposure time (in days), as derived from the decay model (Wieder & Lang 1982).

TABLE 1. *Total, microbial, and invertebrate-driven litter breakdown rates of two leaf species in two Guinean streams, as determined from coarse-mesh bags, fine-mesh bags, and the difference in mass loss from coarse-mesh and fine-mesh bags, respectively. Average from n=3 per stream and leaf species (\pm Asymptotic Standard Error). Rates with the same letter are not significantly different (Tukey HSD, $P > 0.05$)*

| Stream | Leaf species | k_{total} (d ⁻¹) | $k_{\text{microbial}}$ (d ⁻¹) | $k_{\text{invertebrate}}$ (d ⁻¹) |
|-------------|--------------------------|--|---|--|
| Facély Mara | <i>Albizia zigia</i> | 0.03478 (± 0.00245) ^{a,b} | 0.02080 (± 0.00255) ^a | 0.00547 (± 0.00104) ^b |
| Facély Mara | <i>Millettia zebiana</i> | 0.07646 (± 0.00358) ^c | 0.04938 (± 0.00189) ^b | 0.00223 (± 0.00090) ^a |
| Noulava | <i>Albizia zigia</i> | 0.02545 (± 0.02525) ^a | 0.01906 (± 0.00098) ^a | 0.00318 (± 0.00102) ^{a,b} |
| Noulava | <i>Millettia zebiana</i> | 0.06634 (± 0.00400) ^{b,c} | 0.05121 (± 0.00255) ^b | 0.00181 (± 0.00048) ^b |

Both leaf species decomposed fast with breakdown rates being slightly, but not significantly, higher in Facély Mara (Tab. 1, k_{total}). In accordance with its very high N content (5.1%), *Millettia* decomposed significantly faster than *Albizia* ([N] = 4.1%) in both types of leaf bags and in both streams. Leaf C:N ratios continuously increased with breakdown time, from 11.6 to 14.2 and 14.7 for *Albizia* in Facély Mara and Noulava, respectively, and from 9.8 to 15.6 and 17.6 for *Millettia* in Facély Mara and Noulava, respectively (Fig. S1). Such a C:N increase with breakdown time is an uncommon pattern being probably due to the conjunction of high initial N leaf content and low dissolved inorganic N content in the stream water.

The same discrepancy between leaf species occurred for microbial breakdown rates in both streams (Tab. 1). Importantly, microbial breakdown rates ($k_{\text{microbial}}$) exceeded invertebrate-driven breakdown rates ($k_{\text{invertebrate}}$) by about one

order of magnitude, and this pattern was exacerbated in *Millettia* possibly resulting from its higher N content. Leaf-associated sporulation by aquatic hyphomycetes showed low maxima (0.59 and 0.63 mg leaf AFDM⁻¹ d⁻¹ for *Albizia* in Facély Mara and *Millettia* in Noulava, respectively) and late increases compared to the early peaks occurring in temperate streams (Fig. S1). The community structure of aquatic hyphomycetes on decomposing leaves was dominated by few species, mostly known for their tropical distribution (Table S1). Such consistently low reproductive activity and diversity have been reported from tropical streams (Graça *et al.* 2016, Jabiol *et al.* 2013). In the present study, the low peaks of sporulation rate may have been due to the very low dissolved inorganic N and P contents in the water of our streams, as shown in manipulative experiments on nutrient effect (Suberkropp & Chauvet 1995, Ferreira *et al.* 2006). It must however be

underlined that the preeminence of fungal contribution to leaf breakdown is much more consistent across tropical regions than aquatic hyphomycete reproductive activity, with the latter being highly variable (e.g. discrepancies of two orders of magnitude between Mathuriau & Chauvet 2002 and Ferreira *et al.* 2012). In contrast with temperate regions, sporulation rates in the tropics could thus not reflect fungal involvement in litter breakdown and be used as a reliable index of functional ecosystem impairment. The abundance of detritivore invertebrates peaked earlier than fungi but also at very low density (Fig. S1). The latter was however partially compensated for by the large individual body size and potentially substantial efficiency in leaf fragmentation as found in *Caridina africana*, a freshwater atyid shrimp that dominated detritivore assemblages (Table S1). The dominance of macroconsumer assemblages by shrimps is not uncommon in lowland streams of some regions, where they are shown to be efficient detritivores (e.g., Crowl *et al.* 2001). As a result, such lowland streams tend to differ much more from temperate streams than do high-altitude tropical streams (Boyero *et al.* 2009). Interestingly the difference of leaf mass in FM and CM bags, i.e. the mass loss due to macroinvertebrates, approximately equaled the consumption by *C. africana* as calculated from (i) individual density on *Millettia* at 2 weeks in Facely Mara and (ii) consumption rate determined for another species of Atyidae (*Atyaephyra desmarestii*, Callisto 2006), and (iii) a compensation factor for the between-taxa differences in per capita mass (McKie *et al.* 2008). Such a rough extrapolation must be used with caution as the contribution to leaf fragmentation may vary greatly among species of Atyidae (e.g., *Atyia lanipes* and *Atyaephyra desmarestii* in Crowl *et al.* 2001 and Callisto 2006, respectively). Nevertheless this illustrates the potential implication of such freshwater shrimps in leaf litter breakdown, in particular when they

dominate detritivore assemblages, even though they only contribute for a minor portion of total leaf mass loss in the present study.

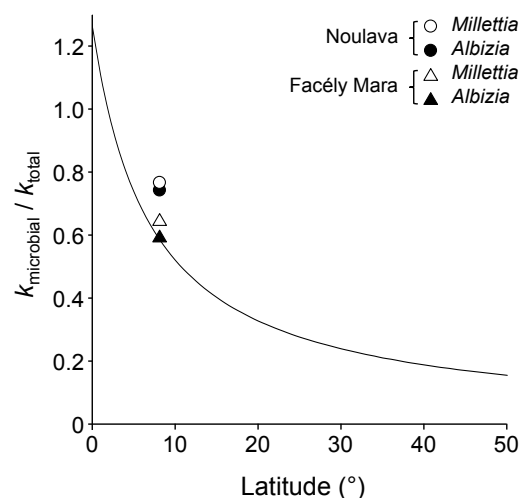


FIGURE 1. Ratio of microbial breakdown rate to total breakdown rate for two leaf litter species in two Guinean streams. The displayed relationship of this ratio against latitude [$y = 8.83 / (\text{latitude} + 6.97)$] is derived from two relationships determined in a global experiment and shown in Figs 2c and f in Boyero *et al.* (2011).

Overall, the poor invertebrate diversity and their very low contribution to leaf breakdown relative to microorganisms, when compared to their temperate counterparts, were in accordance to reported global patterns (e.g., Boyero *et al.* 2011) and even seemed to be exacerbated in our streams as reflected by very high $k_{\text{microbial}} / k_{\text{total}}$ ratios (Fig. 1), possibly due to the high litter content in N. As anticipated in previous studies (Boyero *et al.* 2011, 2012), the loss of species and climate warming may have serious implications on the trophic structure and the whole ecosystem functioning of such streams. The contribution of cool-adapted detritivore taxa that may be close to their thermal maxima in the tropics (and thus particularly vulnerable to climate warming) has been suggested to be further reduced, and the conversion of organic compounds into CO_2

through microbial breakdown to be stimulated leading to overall faster turn-over of organic C (Boyero *et al.* 2011). In the present streams of western Africa, such implications should nevertheless be tempered as the sensitivity of crustaceans to higher temperature as shown in *Caridina* (de Silva 1989, Hart 1983) may be lower than that of insect larvae many of which are cool-adapted. Whether *Caridina africana* is eurytherm remains unknown to our knowledge while the upper thermal tolerance appears somewhat inconsistent across *Caridina* species (de Silva 1989, Hart 1983), thus requiring complementary studies but still making our assumption plausible. Whereas the predominance of micro- vs macro-decomposers is confirmed by the present study, the impact of future temperature increase may be less severe than in other tropical streams, stressing that regional particularities preclude any generalization about the consequences of global warming on the functioning of tropical stream ecosystems.

ACKNOWLEDGMENTS

We are grateful to the French Embassy in Republic of Guinea, which provided travel funds to NT and EC. The staff of the “Centre de Recherches Agronomiques de Sérédou” is acknowledged for facilitating the access to field sites and technical rooms of the centre. We thank Frédéric Julien and Sylvain Lamothe for their contribution to chemical analyses and biological identifications, respectively.

SUPPORTING INFORMATION

Additional Supporting Information may be found online in the supporting information tab for this article (see below).

LITERATURE CITED

- BOYERO, L. ET AL. 2011. A global experiment suggests climate warming will not accelerate litter decomposition in streams but might reduce carbon sequestration. *Ecol. Lett.* 14: 289–294.
- BOYERO, L. ET AL. 2012. Global patterns of distribution in stream detritivores: implications for biodiversity loss in changing climates. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 21: 134–141.
- BOYERO, L. ET AL. 2015. Leaf-litter breakdown in tropical streams: is variability the norm? *Freshw. Sci.* 15: 759–769.
- BOYERO, L., A. RAMÍREZ, D. DUDGEON, and R. G. PEARSON. 2009. Are tropical streams really different? *J. North Am. Benthol. Soc.* 28: 397–403.
- CALLISTO, M. 2006. Some laboratory evidences about the Mediterranean shrimp *Atyaephyra desmarestii* feeding on *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. leaf detritus. *Acta Limnol. Bras.* 18: 225–228.
- CAMACHO, R., L. BOYERO, A. CORNEJO, A. IBÁÑEZ, and R. G. PEARSON. 2009. Local Variation in Shredder Distribution Can Explain Their Oversight in Tropical Streams. *Biotropica* 41: 625–632.
- CROWL, T. A., W. H. MCDOWELL, A. P. COVICH, and S. L. JOHNSON. 2001. Freshwater shrimp effects on detrital processing and nutrients in a tropical headwater stream. *Ecology* 82: 775–783.
- DOBSON, M., A. MAGANA, J. MATHOOKO, and F. NDEWGA. 2002. Detritivores in Kenyan highland streams: more evidence for the paucity of shredders in the tropics? *Freshw. Biol.* 47: 909–919.
- FERREIRA, V., A. C. ENCALADA, and M. A. GRAÇA. 2012. Effects of litter diversity on decomposition and biological colonization of submerged litter in temperate and tropical streams. *Freshw. Sci.* 31: 945–962.
- FERREIRA, V., V. GULIS, and M. A. S. GRAÇA. 2006. Whole-stream nitrate addition affects litter decomposition and associated fungi but not invertebrates. *Oecologia* 149: 718–29.

- GONÇALVES, J. F., M. A. GRAÇA, and M. CALLISTO. 2007. Litter decomposition in a Cerrado savannah stream is retarded by leaf toughness, low dissolved nutrients and a low density of shredders. *Freshw. Biol.* 52: 1440–1451.
- GRAÇA, M. A. S., F. BÄRLOCHER, and M. O. GESSNER. 2005. *Methods to Study Litter Decomposition. A Practical Guide.* Springer, the Netherlands.
- GRAÇA, M. A. S., K. HYDE, and E. CHAUVET. 2016. Aquatic hyphomycetes and litter decomposition in tropical - subtropical low order streams. *Fungal Ecol.* 19: 182–189.
- HART, R. C. 1983. Temperature tolerance and southern African distribution of a tropical freshwater shrimp *Caridina nilotica* (Decapoda: Atyidae). *South African J. Zool.* 18: 67–70.
- IPCC. 2013. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of the Intergovernmental Panel on Climate Change Working Group I to The Fifth Assessment Report.*
- IRONS, J. G., M. OSWOOD, R. STOUT, and C. PRINGLE. 1994. Latitudinal patterns in leaf litter breakdown: is temperature really important? *Freshw. Biol.* 32: 401–411.
- JABIOL, J., A. BRUDER, M. O. GESSNER, M. MAKONEN, B. G. MCKIE, E. T. H. M. PEETERS, V. C. VOS, and E. CHAUVET. 2013. Diversity patterns of leaf-associated aquatic hyphomycetes along a broad latitudinal gradient. *Fungal Ecol.* 6: 439–448.
- JINGGUT, T., and C. M. YULE. 2015. Leaf-litter breakdown in streams of East Malaysia (Borneo) along an altitudinal gradient: initial nitrogen content of litter limits shredder feeding. *Freshw. Sci.* 34: 691–701.
- MASESE, F. O., N. KITAKA, J. KIPKEMBOI, G. M. GETTEL, K. IRVINE, and M. E. MCCLAIN. 2014. Macroinvertebrate functional feeding groups in Kenyan highland streams: evidence for a diverse shredder guild. *Freshw. Sci.* 33: 435–450.
- MATHURIAU, C., and E. CHAUVET. 2002. Breakdown of Leaf Litter in a Neotropical Stream. *J. North Am. Benthol. Soc.* 21: 384–396.
- MCKIE, B. G., G. WOODWARD, S. HLADYZ, M. NISTORESCU, E. PREDA, C. POPESCU, P. S. GILLER, and B. MALMQVIST. 2008. Ecosystem functioning in stream assemblages from different regions: contrasting responses to variation in detritivore richness, evenness and density. *J. Anim. Ecol.* 77: 495–504.
- DE SILVA, K. 1989. Temperature tolerances and geographic distribution of three species of *Caridina* (Decapoda, Atyidae) in Sri Lanka. *Int. Rev. Hydrobiol.* 74: 95–107.
- SUBERKROPP, K., and E. CHAUVET. 1995. Regulation of Leaf Breakdown by Fungi in Streams: Influences of Water Chemistry. *Ecology* 76: 1433–1445.
- WALLACE, J. B., S. L. EGGERT, J. L. MEYER, and J. R. WEBSTER. 1997. Multiple trophic levels of a forest stream linked to terrestrial litter inputs. *Science* (80-.) 277: 102–104.
- WIEDER, R. K., and G. E. LANG. 1982. A critique of the analytical methods used in examining decomposition data obtained from litter bags. *Ecology* 63: 1636–1642.
- YULE, C., M. Y. LEONG, K. C. LIEW, L. RATNARAJAH, K. SCHMIDT, H. M. WONG, R. G. PEARSON, and L. BOYERO. 2009. Shredders in Malaysia: abundance and richness are higher in cool upland tropical streams. *J. North Am. Benthol. Soc.* 28: 404–415.

APPENDIX S1. Characteristics of study sites – Experimental and analytical procedures

The study sites in Facély Mara and Noulava were located at an altitude of 634 and 550 m a.s.l., respectively. The mean stream width across the three sampling blocks was 3 and 4 m, and mean depth 35 and 45 cm, respectively. The streams exhibited running waters, leading to concentrations of dissolved oxygen close to saturation (92% for both streams). Facély Mara and Noulava are oligotrophic, with almost neutral waters (pH = 7.5 and 7.8, respectively), very low conductivity (31 and 30 $\mu\text{S}/\text{cm}$ at 25°C, respectively) and low concentrations in both dissolved nitrate (0.88 and 0.46 mg/L N-NO₃, respectively) and soluble reactive phosphorus (0.007 and 0.016 mg/L P-PO₄, respectively). Determinations were made *in situ* by using a multi-parameter probe (Multi-1971, WTW, Weilheim, Germany) and a portable spectrophotometer (AL800, Aqualytic, Dortmund, Germany) with appropriate reagents for nitrate and phosphorus. Due to heavy logistical constraints, the above-mentioned chemical determinations of water quality were made at only one occasion, i.e. that coinciding with sampling at the 6th week of litter breakdown. Water temperature, as recorded by data loggers (HOBO UA-001-64, Bourne, MA, USA) every 30 mn, was fairly stable over leaf breakdown (ranges of 21.9–23.4 and 22.0–23.3 °C in Facély Mara and Noulava, respectively, with averages of 22.6 °C in both streams).

In the laboratory, leaves from CM bags were gently washed under tap water to remove sediments and leaf-associated macroinvertebrates, the latter being collected on

a 500- μm sieve and stored in ethanol (70% vol/vol). Leaves from FM bags were also washed, and five leaf discs (diameter: 12 mm) per sample were cut from different leaves avoiding the central vein and used to determine the fungal sporulation rate (see below). The remaining leaf material from both CM and FM bags was dried to constant mass at 105°C for 48 h and weighed (± 0.01 g). The dry mass of the five leaf discs, as determined at the end of the sporulation assay, was added to the corresponding leaf sample. The ash-free dry mass (AFDM) was extrapolated from aliquots of ground dry litter (0.25 ± 0.02 g) burnt at 550°C for 3 h and weighted to determine the ash content. Leaf litter contents in organic carbon and nitrogen were determined on aliquots from CM and FM bags by using an Organic Elemental Analyzer (Flash 200, ThermoFisher Scientific, Waltham, MA, USA).

Leaf discs were incubated at ambient temperature ($28 \pm 1^\circ\text{C}$) for 2 days in 100-mL Erlenmeyer flasks containing 20 mL of filtered (GF/C, 1.2 μm pore size, Whatman, Maidstone, UK) water of the corresponding stream, and placed on an orbital shaker to induce sporulation. Spore suspensions together with rinsing water were adjusted to 40 ml and fixed with 5 mL of 37.5% formaldehyde. Aliquots of these suspensions were later filtered (Millipore SMWP, 5 μm pore size, Billerica, MA, USA) and stained with 0.05% (mass/vol) Trypan blue in 60% lactic acid (Gessner *et al.* 2003). The released spores of aquatic hyphomycete were numbered under the microscope at x200 and identified using identification keys (*e.g.*, Chauvet 1990, Gulis *et al.* 2005) and relevant literature. The rate of spore production was used as an index of leaf-associated fungal abundance and/or activity.

Exponential breakdown rates were determined by non-linear regression analyses and log-transformed rates compared by ANCOVA (Tukey HSD) using XLSTAT 2015.2.02.

LITERATURE CITED

- CHAUVET, E. 1990. Hyphomycètes aquatiques du sud-ouest de la France. *Gaussenia* 6: 3–31.
- GESSNER, M. O., F. BÄRLOCHER, and E. CHAUVET. 2003. Qualitative and quantitative analysis of aquatic hyphomycetes in streams. *In* C. K. M. Tsui and K. D. Hyde (Eds.) *Freshwater mycology*. pp. 127–157, Fungal Diversity Press, Hong Kong.
- GULIS, V., L. MARVANOVÁ, and E. DESCALS. 2005. An illustrated key to the common temperate species of aquatic hyphomycetes. *In* M. A. S. Graça, F. Bärlocher, and M. O. Gessner (Eds.) *Methods to Study Litter Decomposition*. pp. 153–167, Kluwer Academic, Dordrecht.

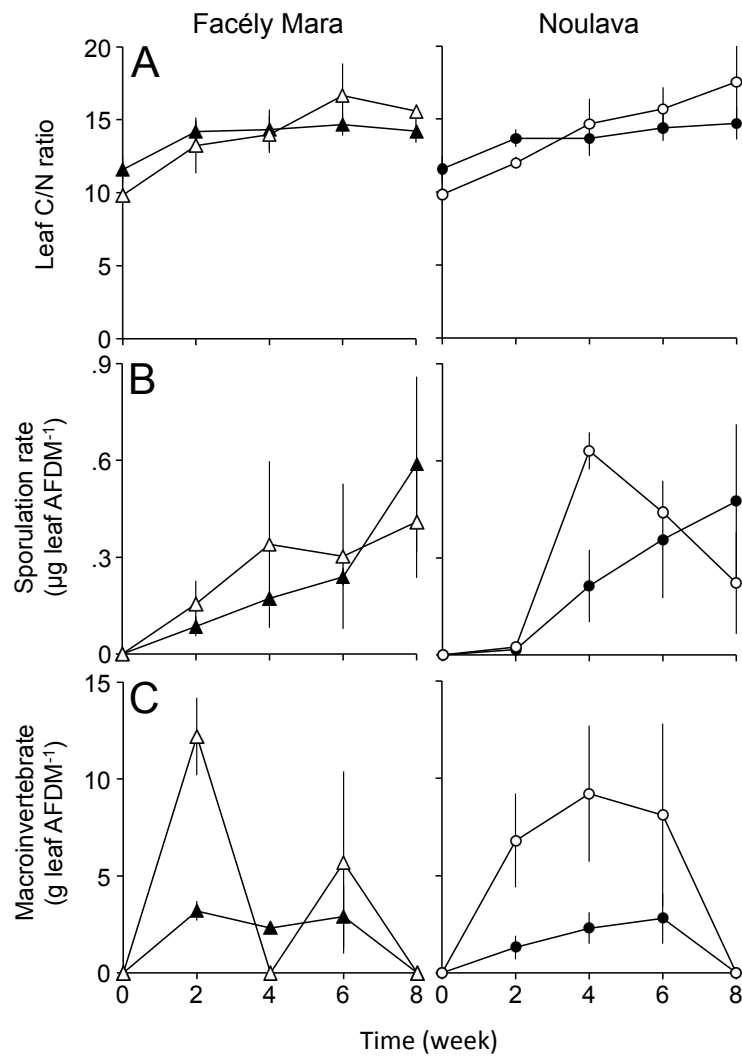


FIGURE S1. Carbon-to-Nitrogen ratio (A) of two leaf species (*Albizia zigia*: ▲ / ●; *Millettia zechiana*: △ / ○) decomposing in two Guinean streams, and litter-associated fungal sporulation rate (B) and number of macroinvertebrate individuals (C).

TABLE S1. Aquatic hyphomycete (A) and macroinvertebrate (B) taxa associated with two litter species decomposing in two Guinean streams

| A. Aquatic hyphomycetes | | B. Macroinvertebrates | | |
|--|--|-----------------------|------------------|---------------------|
| | | Order | Family | Genus |
| <i>Anguillospora longissima</i> (Saccardo & Sydow) Ingold | | Decapoda | Atyidae | <i>Caridina</i> |
| <i>Anguillospora filiformis</i> Greathead | | Decapoda | Potamonautidae | <i>Potamonautes</i> |
| <i>Anguillospora furtiva?</i> Descals | | Ephemeroptera | Leptophlebiidae | <i>Adenophlebia</i> |
| <i>Anguillospora aquatica</i> Nilsson | | Ephemeroptera | Ephemeridae | <i>Ephemer</i> |
| <i>Beltrania rhombica</i> Penzig | | Ephemeroptera | Heptageniidae | <i>Epeorus</i> |
| <i>Campylospora chaetocladia</i> Ranzoni | | Plecoptera | Perlidae | <i>Neoperla</i> |
| <i>Clavariopsis aquatica</i> De Wildeman | | Odonata | Aeshnidae | |
| <i>Clavariopsis brachycladia</i> Tubaki | | | <i>Aeshna</i> | |
| <i>Diplocladiella scalaroides</i> G. Arnaud | | Odonata | Libellulidae | |
| <i>Lateriramulosa uni-inflata</i> Matsushima | | | <i>Libellula</i> | |
| <i>Lunulospora curvula</i> Ingold | | Heteroptera | Belostomatidae | <i>Appasus</i> |
| <i>Lunulospora cymbiformis</i> K. Muria | | Heteroptera | Veliidae | <i>Velia</i> |
| <i>Margaritispora aquatica</i> Ingold | | Heteroptera | Gerridae | <i>Gerris</i> |
| <i>Nawawia filiformis</i> (Nawawi) Marvanová | | Coleoptera | Gyrinidae | <i>Orectogyrus</i> |
| <i>Pyramidospora densa</i> Alasoadura | | Diptera | Psychodidae | |
| <i>Tricladium angulatum</i> Ingold | | Diptera | Chironomidae | <i>Chironomus</i> |
| <i>Tripospermum camelopardus</i> Ingold, Dann & P.J. McDougall | | Diptera | Tabanidae | <i>Tabanu</i> |
| <i>Tripospermum myrti</i> (Lind) S. Hughes | | | | |
| <i>Triscelophorus acuminatus</i> Nawawi | | | | |

Article en préparation pour ***Inland Waters***

Leaf litter decomposition in Guinean savannah streams

Tenkiano et Chauvet

Leaf litter decomposition in Guinean savannah streams

Nathalie Tenkiano^{1,2} and Eric Chauvet^{2*}

¹University of Kankan, Republic of Guinea

²University of Toulouse; UPS, INPT; CNRS; EcoLab, 31062 Toulouse, France

*Corresponding author: eric.chauvet@univ-tlse3.fr

Abstract

Low-order streams of Upper Guinea receive substantial leaf litter inputs and are characterized by intermittent flow. We hypothesized litter decomposition in such streams to be (i) fast due the expectedly high nutrient content of tropical litter, and (ii) mostly driven by microorganisms due to the widely revealed paucity of tropical macroinvertebrate consumers even exacerbated here by water temporariness. Decomposition rates of two common riparian tree species, *Alchornea cordifolia* and *Pterocarpus santalinoides*, in two streams ranged from 0.0287 and 0.0649 d⁻¹. The process was clearly governed by microbial decomposers as shown by very low mass loss discrepancy between fine and coarse mesh bags, a lack of shredders and high leaf-associated fungal biomass (up to 0.92 and 0.37 mg ergosterol g⁻¹ litter AFDM for *Alchornea* and *Pterocarpus*, respectively) together with moderate conidial production rate, though. In such savannah streams, the absence of leaf-shredding invertebrates appears to be compensated by a high microbial activity, providing an ultimate case for the reported preponderance of microbial decomposers over invertebrate ones at low latitudes. In contrast with temperate temporary streams, the processing of leaf litter from riparian trees, which are characterized by high N and P contents, is sufficiently fast to be not affected by flow intermittency.

Key words: breakdown, fungi, microbial decomposers, temporary stream, West Africa

Introduction

Leaf litter decomposition is well-known as a crucial process for stream ecosystems worldwide (Wallace *et al.* 1997; Gessner *et al.* 2010). A large proportion of streams, especially low-order forested ones, receive considerable amounts of organic matter in the form of plant litter (mainly leaves) from riparian or surrounding trees, which is metabolized as a source of carbon and nutrients and incorporated into the detrital food web due to decomposers' activity (Benfield 1997; Graça 2001; Gessner *et al.* 2007). This has been very well documented from temperate regions (Abelho 2001); however, even though the importance of litter input and subsequent decomposition also holds at low latitudes, this process has been much less attention in tropical streams. Most studies have dealt with either or both of the two intrinsic and extrinsic biotic drivers of litter decomposition, *i.e.* litter quality and decomposers' activity, respectively. On one hand, the examination of litter quality has led to diverging conclusions. It was reported to be lower in the tropics than at higher latitudes (Makkonen *et al.* 2012; García-Palacios *et al.* 2016) but Yuan and Chen (2009) found a consistently higher nitrogen (N) content and lower phosphorus (P) content in senesced leaves from tropical forests compared to other biomes, suggesting that P may be limiting for decomposers' activity. On the other hand, according to Irons *et al.* (1994) the relative contribution of the two main leaf litter decomposers, leaf-shredding macroinvertebrates (shredders) and fungi, would tend to shift along the latitudinal gradient, with the former and the latter dominating in temperate and tropical regions, respectively. This is rather well supported by data from global-scale experiments (Boyer *et al.* 2011b, 2012), but such conclusions are generally drawn from a limited number of tropical streams which furthermore exhibit a great across-site variability in both litter decomposition rates (Boyer *et al.* 2015) and relative importance of leaf-shredding macroinvertebrates (Boyer *et al.* 2009).

Very little information on leaf litter decomposition is available from West Africa. A recent study reported high decomposition rates, possibly due to very high leaf content in N, and the dominance of fungi over leaf-shredding macroinvertebrates from streams running at low/mid-altitude in Forested Guinea (Tenkiano & Chauvet 2017). Large-body sized, potentially

efficient shredders (freshwater shrimps) occurred in these streams, but their very low density resulted in a marginal effect on leaf fragmentation, as illustrated by one-order magnitude discrepancies in microbial and invertebrate-driven decomposition rates. In contrast with southern streams of Forested Guinea, a number of streams and rivers of Upper Guinea flow in savannah, a common tropical vegetation and the dominant biome in West Africa. In Upper Guinea, savannah is typically composed of tall grasses and shrubs associated with sparse trees, the latter becoming denser along streams and rivers. In this region, rainfall being condensed in five months of the year, most rivers (especially the smaller ones) suffer a long period of drought. As a consequence, some stream sections may dry out while others consist in temporary pools fed by groundwater seepage. Benthic communities can thus maintain until flow resumes, *i.e.* generally from June. Since these streams of Upper Guinea receive substantial inputs of leaf litter, even in cultivated areas, their fate and use by decomposers are questionable given the specificity of flow regime and possible implications for the decomposer communities. Data on leaf litter decomposition and involved organisms for streams in savannah are invaluable when considering the very wide extent of this biome. The only region of tropical savannah where this ecosystems process has received some attention is Cerrado, in central Brazil (Wantzen & Wagner 2006; Gonçalves, Graça & Callisto 2006). In Cerrado streams, leaf decomposition is slowed down by the rarity of shredders and the very low levels of dissolved nutrients in water (Gonçalves, Graça & Callisto 2007; Moretti *et al.* 2007). Nevertheless, even from this region information remains scarce, and findings cannot be extended to other savannah streams due to Cerrado peculiarities. The lack of knowledge about savannah streams is particularly detrimental not only due to their representativeness in the tropics, particularly in Africa, but also when generalization about organic carbon cycling across broad latitudinal patterns is searched (Boyer *et al.* 2011b). Furthermore, the question is also pregnant in the context of the growing global warming concern since West Africa is one of the regions expected to endure severe warming during early and late 21st century (IPCC 2013), which depending on process modalities including decomposers' relative contribution may have serious consequences.

To answer these questions, we examined the decomposition of two common leaf litter species in two streams of Upper Guinea exhibiting a flow regime typical of savannah. Our *a priori* hypotheses were that litter decomposition in such streams to be (i) fast due the expectedly high litter nutrient content in line with previous results from Forested Guinea, and (ii) mostly driven by microorganisms due to the widely reported paucity of tropical macroinvertebrate consumers even exacerbated here by water temporariness.

Study sites

This study was carried out in two streams nearby the city of Kankan in Upper Guinea (Western Africa). Boutroun (10°41'45.8" N; 9°28'57.5" W; alt. 378 m a.s.l.) and Djodon (10°30'13.1" N; 9°28'16.2" W ; alt. 374 m a.s.l.) are 2nd-order tributaries of the Milo River, itself being a major tributary of the Niger River. Substratum consisted in sand, gravel and cobbles, with silt and clay at some places. The mean stream width was 2.5 and 5 m, and the mean depth 0.22 and 0.35 m as determined on the first day of the litter decomposition experiment in Boutroun and Djodon, respectively. Some sections along stream courses endured droughts, which were generally more severe in Boutroun. Water flow at the experimental site was continuous from end-June to December (Boutroun) or February (Djodon). These streams are affected by moderate anthropic activities including agriculture, hand-washing and brick-making, which however don't modify their oligotrophic status. Both streams run in a savannah landscape and are surrounded by deciduous trees of various species (e.g., *Detarium senegalensis*, *Ficus capensis*, *Macaranga heterophylla*, *Mimosa pigra*, *Parinari congensis* *Uapaca heudelotii*, *Vitex doniana*). *Alchornea cordifolia* (Schumacher & Thonn.) Müll. Arg. (Euphorbiaceae) and *Pterocarpus santalinoides* L'Hér. ex DC. (Fabaceae), two common tree species in Western Africa and among the most abundant species in the vicinity of both streams, were selected for the litter decomposition experiment.

Methods

Experimental set-up

Five g (\pm 0.05 g) of freshly-fallen leaves from either species were enclosed in fine (FM, 0.5 mm) or coarse mesh (CM, 9 mm) bags and

exposed in three blocks along each stream on 14 July 2015. FM bags restricted leaf decomposition to microorganisms whereas CM bags offered potential access to both macroinvertebrate and microbial decomposers. A total of 48 leaf bags (i.e. 2 leaf species \times 2 mesh sizes \times 3 blocks \times 4 sampling dates) were deployed in each stream. One leaf bag per leaf species, mesh size and block was removed from each stream after 14, 28, 42 and 59 days. In the laboratory, the decomposed leaves were individually rinsed with water to remove fine particulate matter and the rare macroinvertebrates (CM bags). The latter were stored in ethanol (70% vol/vol). Ten leaf discs (diameter: 12 mm) per sample from FM bags were cut from different leaves avoiding the central vein and used to determine the mycelial biomass and fungal sporulation rate (see below). The remaining leaf material was oven-dried to constant mass (105 °C, 48 h) and weighed to the nearest 0.1 mg, before being ground with a Culatti micro-hammer mill (2-mm mesh). Aliquots (ab. 250 mg) of ground leaves were ignited in a muffle furnace (550 °C, 3 h) to determine ash content and calculate the proportion of ash-free dry mass (AFDM) in leaf dry mass. Five unexposed batches of both leaf species were used to determine the initial AFDM and oven-dried (105°C) mass to ambient-temperature mass ratio of leaves according to the procedures above.

Physical and chemical characteristics of streams

Water temperature was recorded by data loggers (HOBO UA-001-64, Bourne, MA, USA) every 30 min over the leaf decomposition experiment. Chemical determinations were made *in situ* by using a multi-parameter probe (Multi-1971, WTW, Weilheim, Germany) for conductivity, pH and oxygen concentration, and a portable spectrophotometer (AL800, Aqualytic, Dortmund, Germany) with appropriate reagents for nitrate and phosphorus. Due to heavy logistical constraints, these determinations were made on only one occasion, i.e. that coinciding with sampling at day 14 (conductivity, pH, oxygen concentration) or day 42 of litter decomposition (nutrients concentration).

Community structure, abundance and activity of fungal decomposers

Leaf content in ergosterol as a surrogate for mycelial biomass was determined as described in Gessner (2005a). Five of the ten leaf discs per

sample were stored in methanol/KOH in a cool place. Ergosterol extraction and saponification was achieved by heating the discs in methanol/KOH to 80 °C for 30 min before being cooled to 4 °C for 30 min. The extracts were purified using solid-phase extraction cartridges (Oasis HLB, 60 mg, 3 cc, Waters, Milford, MA, USA) and ergosterol was quantified by high-performance liquid chromatography (HPLC 360/442, Kontron, Echting, Germany). The HPLC system was equipped with a LiChroCART 250-4 LiChrospher 100 RP-18 (5 µm) column (Merck, Darmstadt, Germany) maintained at 33 °C, the mobile phase was 100% methanol with a flow rate of 1.4 mL min⁻¹, and the detector wavelength set at 282 nm.

The other sets of five leaf discs were incubated at ambient temperature (26 ± 1°C) for 48 h in Petri dishes containing 20 mL of filtered (GF/C, 1.2 µm pore size, Whatman, Maidstone, UK) water of the corresponding stream, and placed on an orbital shaker (100 rpm) to induce sporulation. Spore suspensions together with rinsing water were adjusted to 40 ml and fixed with 5 mL of 37.5% formaldehyde. Ten-mL aliquots of these suspensions were later filtered (Millipore SMWP, 5 µm pore size, Billerica, MA, USA) and stained with 0.1% (mass/vol) Trypan blue in 60% lactic acid (Gessner, Bärlocher & Chauvet 2003). The released spores of aquatic hyphomycete were counted under the microscope at x200 and identified using identification keys (*e.g.*, Chauvet 1990, Gulis *et al.* 2005) and relevant literature.

Chemical composition of litter

Leaf litter contents in organic carbon and nitrogen were determined on five aliquots from FM bags by using an Organic Elemental Analyzer (Flash 200, ThermoFisher Scientific, Waltham, MA, USA). The initial leaf contents in cellulose and lignin were determined on five aliquots according to the procedure described in Gessner (2005). Mg and Ca determinations were obtained from five aliquots of 100 mg of ground

litter which was weighted in polypropylene Digitubes (SCP Science France, Courtaboeuf) and to which 4 mL of ultrapure HNO₃ (65-67% optima grade Sigma Aldrich) was added, and which was then heated on a hotplate at 90°C overnight. Digested solutions were diluted to 30 mL using ultrapure water (mQ system - Millipore) before Mg and Ca concentrations to be determined using a Thermo Electron IRIS Intrepid II ICP-OES. Blanks were negligible and reference materials (NIST 1515 Apple Leaves and WEPAL-IPE-176 - Reed / *Phragmites communis*) were used to ensure good recovery and quality of the results.

Data analyses

The rate of litter decomposition, k , was determined according to the exponential model: $M_t = M_0 \cdot e^{-k \cdot t}$, where M_t and M_0 are the remaining and initial ash free dry mass (AFDM) of leaves, respectively, and t the exposure time (in days), as derived from the decay model (Boulton & Boon 1991). Rates were determined by non-linear regression analyses and log-transformed rates were compared by ANCOVA (Tukey HSD) using XLSTAT 2015.2.02.

Results

Water quality

Water of Boutroun and Djodon were circum-neutral (pH: 6.33 and 6.54, respectively) and exhibited low mineralisation (conductivity: 15.2 and 29.9 µS/cm, respectively). Oxygen concentration in Boutroun and Djodon was 6.83 and 7.04 mg/L corresponding to 81 % and 86 % of saturation, respectively. Dissolved nitrate concentrations were very low (0.003 and 0.023 mg/L in Boutroun and Djodon, respectively) compared to soluble reactive phosphorus concentrations, which reached 0.33 and 0.12 mg/L, respectively. Water temperature recorded over leaf breakdown was relatively stable. The mean values, *i.e.* 26.3 and 25.5 °C in Boutroun and Djodon, respectively, were close but diel temperature oscillations were higher in Boutroun (> 4 °C) than in Djodon (1 °C on average).

Table 1. Total, microbial, and invertebrate-driven litter breakdown rates of two leaf species (*Alchornea cordifolia* and *Pterocarpus santalinoides*) in two Guinean savannah streams, as determined from coarse-mesh bags, fine-mesh bags, and the difference in mass loss between coarse-mesh and fine-mesh bags, respectively. Average from n=3 per stream and leaf species (± Asymptotic Standard Error). Rates for Stream × Leaf species treatments with the same letter are not significantly different (Tukey

HSD, $P > 0.05$).

| Stream | Leaf species | k_{total} (d^{-1}) | $k_{\text{microbial}}$ (d^{-1}) | $k_{\text{invertebrate}}$ (d^{-1}) |
|----------|--------------------|--|--|---|
| Boutroun | <i>Alchornea</i> | $0.0649 (\pm 0.0047)^a$ | $0.0387 (\pm 0.0029)^a$ | $0.0045 (\pm 0.0007)^a$ |
| Boutroun | <i>Pterocarpus</i> | $0.0291 (\pm 0.0020)^b$ | $0.0195 (\pm 0.0017)^a$ | $0.0040 (\pm 0.0007)^{a,b}$ |
| Djodon | <i>Alchornea</i> | $0.0558 (\pm 0.0039)^{a,b}$ | $0.0426 (\pm 0.0026)^a$ | $0.0006 (\pm 0.0009)^b$ |
| Djodon | <i>Pterocarpus</i> | $0.0287 (\pm 0.0029)^b$ | $0.0226 (\pm 0.0022)^a$ | $0.0019 (\pm 0.0007)^b$ |

Initial litter quality

Alchornea and particularly *Pterocarpus* exhibited high initial nutrient contents. N contents were 2.36 ± 0.20 % (mean \pm SE) and 3.06 ± 0.05 % resulting in C/N ratios of 22.2 and 17.2, for *Alchornea* and *Pterocarpus*, respectively. P contents were 0.137 ± 0.001 % and 0.179 ± 0.001 % for *Alchornea* and *Pterocarpus*, respectively. The same discrepancy occurred in leaf contents in Mg, i.e. 0.192 ± 0.006 % and 0.270 ± 0.010 %, respectively. The difference was however opposite for the litter content in Ca, i.e. 1.500 ± 0.192 % and 0.401 ± 0.020 % for *Alchornea* and *Pterocarpus*, respectively. Finally, initial contents in structural compounds were much higher in *Pterocarpus* (cellulose: 28.3 ± 1.5 %; lignin: 34.3 ± 0.8 %) than in *Alchornea* (20.5 ± 1.0 % and 22.5 ± 0.2 %, respectively).

Changes in C/N ratios

C/N ratios of decomposing leaf litter of *Alchornea* and *Pterocarpus* exhibited different patterns, but these patterns were homogeneous between streams (Fig. 2A). *Alchornea* showed an initial drop to a value of about 13 at 14 d, followed by a regular but moderate increase (up to about 14 and 18 in Boutroun and Djodon, respectively). Such decrease and subsequent increase were almost undetectable in *Pterocarpus* resulting in a rather stable pattern over the 56-d period.

Litter decomposition rates

Total decomposition rates (k_{total}) ranged from 0.0278 to 0.0649 d^{-1} (Table 1). Both species decomposed fast, but rate for *Alchornea* was twice as high as for *Pterocarpus* and significantly

higher in Boutroun for the former species than the latter in both streams (Tukey HSD, $P < 0.05$). An illustration of the fast decomposition of *Alchornea* was that no leaf litter remained in CM bags at the last sampling date (Fig. 1). In contrast with leaf species, the differences in k_{total} between streams were weak. Microbial decomposition rates ($k_{\text{microbial}}$) ranged from 0.0195 to 0.0426 d^{-1} (Table 1). The same between-species discrepancies as found for total rates were observed for microbial rates. Microbial decomposition contributed to a major portion of total leaf mass loss, as shown by the examination of both curves on Fig. 1 as well as the comparison with invertebrate-driven decomposition rates ($k_{\text{invertebrate}}$; Table 1). The latter were very low, ranging from 0.0006 to 0.0045 d^{-1} (Table 1). $k_{\text{invertebrate}}$ was however more than twice as high in Boutroun compared to Djodon for both species, with this difference being significant for *Alchornea* (Tukey HSD, $P < 0.05$). As a consequence, $k_{\text{microbial}}$ largely exceeded $k_{\text{invertebrate}}$ with the difference even reaching two orders of magnitude in Djodon.

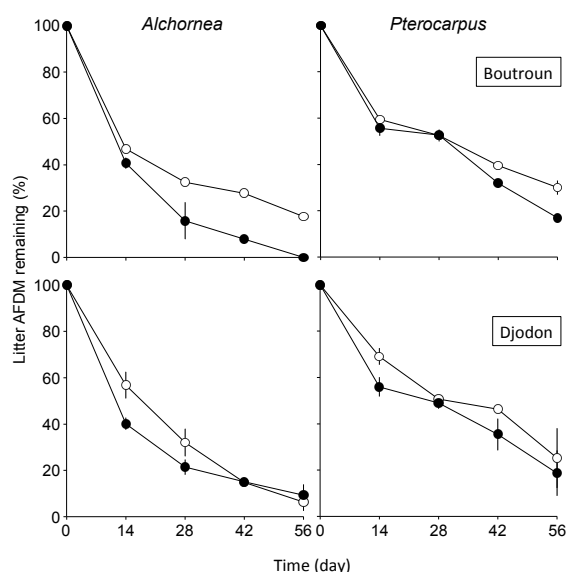


Fig. 1. Mass loss of two leaf species (*Alchornea cordifolia*, *Pterocarpus santalinoides*) decomposing in fine mesh bags (○) and coarse mesh bags (●) in two Guinean savannah streams

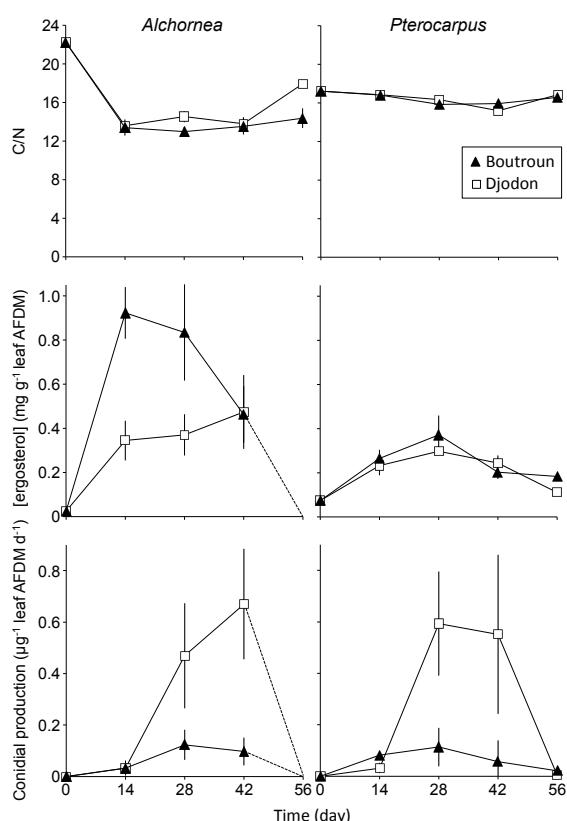


Fig. 2. Carbon-to-Nitrogen ratio, leaf content in ergosterol, and litter-associated fungal sporulation rate for two leaf species (*Alchornea cordifolia*, *Pterocarpus santalinoides*) decomposing in two Guinean savannah streams

Leaf-associated decomposers

Fungal dynamics on decomposing litter were assessed through mycelial biomass accrual (ergosterol concentration; Fig. 2) and reproductive activity (conidial production; Fig. 2). Ergosterol concentration was minute ($25.0 \mu\text{g ergosterol g}^{-1}$ leaf AFDM) in senescent *Alchornea* litter prior to submersion, but an initial contamination was detectable in *Pterocarpus* ($73.1 \mu\text{g ergosterol g}^{-1}$ leaf AFDM). Both litter species showed humped-shape changes in concentration with time, which were more pronounced for *Alchornea*, especially in Boutroun (Fig. 2). The latter reached a maximum concentration of 923.5 ± 117.7 (SE) $\mu\text{g g}^{-1}$ at 14 d, whereas the peak occurred later in Djodou ($474.5 \pm 167.3 \mu\text{g g}^{-1}$ at 42d). Changes were very similar for *Pterocarpus* in both streams with maxima of 371.9 ± 87.6 and $298.2 \pm 14.1 \mu\text{g g}^{-1}$ in Boutroun and Djodou, respectively, occurring at 28 d.

The same humped-shape patterns were found for conidial production (Fig. 2). However, discrepancies occurred between streams and not litter species like for ergosterol concentrations. In Boutroun, maxima for both litters were similarly low (123 ± 58 and $114 \pm 75 \mu\text{g}^{-1}$ leaf AFDM d^{-1} for *Alchornea* and *Pterocarpus*, respectively) and occurred at 28 d. In Djodou, conidial production rate reached higher peak values of 670 ± 214 and $593 \pm 202 \mu\text{g}^{-1} \text{d}^{-1}$ at 28 or 42 d for *Alchornea* and *Pterocarpus*, respectively. A total of 17 aquatic hyphomycete species were identified from their conidia released from *Alchornea* litter, with 15 of them being also found in *Pterocarpus* (Table S1). *Clavariopsis brachycladia*, *Lunulospora cymbiformis* and *Triscelophorus acuminatus* were the dominant species in both leaf species and streams.

Very few leaf-associated macroinvertebrates were collected, only on *Pterocarpus* and all belonging to Baetidae (Ephemeroptera; 6 individuals in total) and Distiscidae (Coleoptera; 3 individuals in total) and corresponding to collectors and predators, respectively. No shredders thus occurred on decomposing leaves.

Discussion

In accordance with our hypotheses, both leaf species decomposed fast consistently with their high nutrient contents and the similarly high decomposition rates for two other litter species

reported from a close region of Guinea (Tenkiano & Chauvet 2017). The between-leaf species discrepancies in structural compounds and micronutrient contents likely contributed to their two-fold difference in decomposition rates. Leaf-associated microbial dynamics as referred to accumulated mycelial biomass was consistent with this difference, but the effect of stream strikingly overwhelmed that of leaf species when examining fungal reproductive activity, a parameter sensitive to stressing conditions (Lecerf & Chauvet 2008). The absence of shredders in both streams resulted in the supremacy of microbial over invertebrate decomposers, to an extent that has only been documented from specific tropical streams (Boyero *et al.* 2015). Overall, the intermittent regime of our savannah streams tended to amplify the detrimental conditions prevailing in the tropics for leaf-decomposer invertebrates. Even though speculative and only based on the comparison with different litter species decomposing in nearby permanent streams (Tenkiano & Chauvet 2017), the microbial leaf colonization and contribution to decomposition in these tropical temporary streams appeared to overcompensate for the lack of invertebrate decomposers as judged by the uncommonly fast mycelial biomass accrual and strong litter decomposability. Moreover, in contrast with temperate temporary streams (Datry *et al.* 2011), the processing of leaf litter from riparian trees, which are characterized by high N and P contents, is sufficiently fast to be not affected by flow intermittency.

Leaf quality as a driver of decomposability

A prime driver of decomposition rate of leaves in streams lies in their initial chemical quality (Webster & Benfield 1986; Gessner *et al.* 2007). High nutrient contents are favourable to the growth, and thus activity, of both microbial and invertebrate decomposers (Bärlocher & Kendrick 1976; Graça 2001). In addition to litter N and P and their stoichiometry, a recent across-biomes and ecosystems experiment has stressed the importance of micronutrients like Mg and Ca (García-Palacios *et al.* 2016). Here, the litter species exhibiting the highest contents in N, P and Mg (*Pterocarpus*) decomposed slower than the other species (*Alchornea*). In contrast, the much higher Ca content of *Alchornea* was consistent with its faster decomposition. Whether

this, the lower concentration in lignin – a parameter well correlated to decomposition rate (Gessner & Chauvet 1994) – or both factors were responsible for its higher decomposition rate remains difficult to assert due to the limited set of species examined in our study. Nevertheless, lignin/N ratios of both species (i.e., 9.5 and 11.2 for *Alchornea* and *Pterocarpus*, respectively) as a composite decomposability predictor (Melillo, Aber & Muratore 1982; Enriquez, Duarte & Sand-Jensen 1993) are relatively close, implying that the 4-fold discrepancy in leaf content in Ca, as a critical element for fungal growth and activity (Jenkins & Suberkropp 1995) is likely responsible for the faster microbial (and total) decomposition of *Alchornea*.

The very high litter contents in N and P, especially for tropical species (although the high N content in *Pterocarpus* was coherent with its taxonomic status among the N-fixing Fabaceae/Leguminosae), may have further contributed to their strong decomposability. Examination of the unchanged C/N ratio in *Pterocarpus* leaves over decomposition (Fig. 1) suggests a ‘saturation’ of their content in N, which facilitated decomposition. Similarly, the favourably high Ca and Mg contents found in our leaf species are not consistent with the low values reported for leaf species from the tropics compared to other biomes (García-Palacios *et al.* 2016). Overall, both tree species thus appeared to contrast with other tropical leaf species, many of which are further characterised by high defence compounds (Stout 1989). The discrepancies in leaf quality and, in cascade, decomposability among tropical leaves has already been documented, which has led to the difficulty to establish consistent latitudinal trends (Campbell & Fuchshuber 1995; Boyero *et al.* 2015).

Predominance of fungal decomposers in savannah streams

Our study highlights the strong involvement of leaf-associated microfungi in litter decomposition in tropical streams, not only based on the relatively high microbial decomposition rates but also the substantial mycelial biomass accrual and sporulation rates. While supporting some previous findings (*e.g.*, Abelho *et al.* 2005, Mathuriau & Chauvet 2002), this contrasts with other reports from tropical regions where mycelial biomass and fungal reproductive activity are much lower, *i.e.* by one or two orders of magnitude, that in temperate counterparts

(Ferreira *et al.* 2012, Gonçalves *et al.* 2007; cf. Graça *et al.* 2016). Here, our peak of ergosterol concentration ($>900 \mu\text{g g}^{-1}$, *Alchornea*, Boutroun, 14 d) is higher than most values reported from the literature (Gessner 1997). Possible explanations lie in (i) the occurrence of other fungi than aquatic hyphomycetes, which would possibly not be involved in decomposition, and/or (ii) high mycelial concentration in ergosterol in the dominant aquatic hyphomycete species (*i.e.*, *Clavariopsis brachycladia*, *Lunulospora cymbiformis*, and *Triscelophorus acuminatus*) translating into lower ergosterol-to-mycelium conversion factors (still not documented) and thus mycelial biomass. The former explanation is supported by the uncommon early peak of ergosterol, which is generally reported to occur later than sporulation in aquatic hyphomycetes (Gessner *et al.* 2007). Interestingly, leaf species and stream affected differently the production of mycelial biomass and fungal reproductive activity. In particular, a 6-fold lower peak of conidial production occurred in Boutroun compared to Djodon, which was consistent across leaf species (Fig. 2). Such a depressed fungal activity could be due to the more severe drying regime in Boutroun, which could have altered the pool of aquatic hyphomycete conidia or propagules as inocula for both leaf litter species (Romaní *et al.* 2017).

Exacerbation of the lower implication of tropical invertebrates

The lack of leaf-eating invertebrates in our study represents an extreme case of the lower involvement of shredders relative to fungal decomposers in the tropics (Boyero *et al.* 2011a; b). The latitudinal trends hypothesized by Irons *et al.* (1994) are thus reinforced by our findings, which may be further illustrated by the rate of microbial decomposition rate to total decomposition rate ranging, for both leaf species and both streams, from 60 % (*Alchornea*, Boutroun) to 79 % (*Pterocarpus*, Djodon; Table 1). Such values are very close to ratios determined for other leaf species and streams of Forested Guinea (range: 60 – 77 % in Fig. 1; Tenkiano & Chauvet 2017). In the present case, the absence of shredders may have been due to a conjunction of factors including (i) the detrimental effect of high stream temperature (ca. 26 °C) even amplified by diel oscillations and maxima >30 °C (Boutroun), (ii) the hydrological regime altered by prolonged drought periods

limiting the niches for aquatic animals, and/or (iii) the possible occurrence of shy detritivores such as crabs and shrimps that escaped when leaf bags were retrieved. Even though we didn't collect any of such crustaceans, their presence cannot be precluded as they are known to occur in nearby savannah streams, and could thus explain the (small) discrepancies in leaf mass loss between coarse- and fine-mesh bags as with shrimps in Forested Guinea (Tenkiano & Chauvet 2017).

Our streams in Upper Guinea are representative of many savannah streams of West Africa, also characterized by intermittent flow. Such savannah streams are expected to show a similarly fast recycling of (micro)nutrient-rich plant organic matter with microorganisms, particularly fungi, compensating for the apparent lack of invertebrate decomposers. To some regards, the functioning of these ecosystems resembles that of other savannah streams like in Cerrado (Brazil) where microbial decomposers also counterweighed the lack of detritivores (Gonçalves *et al.* 2007). However the apparently tougher leaf litter possibly together with particular environmental settings prevailing in Cerrado strongly impeded decomposition (Gonçalves *et al.* 2007), thus contrasting with the rapid leaf mass loss observed in Upper Guinea. Future works should aim at better characterizing the factors controlling the functioning of savannah streams and apprehending both their similarities and differences as they seem to be excellent illustrations of the variability of tropical stream ecosystems (Boyero *et al.* 2015).

Acknowledgements

We thank the French Embassy in Republic of Guinea for providing travel funds to NT and EC. We are very grateful to Sylvain Lamothe and Didier Lambrigot for their help in contributing to biological identifications and ergosterol determinations, respectively, as well as to Frédéric Julien, David Baqué and Gaël Le Roux for chemical analyses.

References

- Abelho, M. (2001) From litterfall to breakdown in streams: a review. *TheScientificWorldJournal*, **1**, 656–80.
- Abelho, M., Cressa, C. & Graça, M. a S. (2005) Microbial biomass, respiration, and

- decomposition of *Hura crepitans* L. (Euphorbiaceae) leaves in a tropical stream. *Biotropica*, **37**, 397–402.
- Bärlocher, F. & Kendrick, B. (1976) Hyphomycetes as intermediaries of energy flow in streams. *Recent Advances in Aquatic Mycology* (ed E.B.J. Jones), pp. 435–446. Elek Science, London.
- Benfield, E.F. (1997) Comparison of litterfall input to streams. *Journal of the North American Benthological Society*, **16**, 104–108.
- Boulton, A. & Boon, P. (1991) A review of methodology used to measure leaf litter decomposition in lotic environments: Time to turn over an old leaf? *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, **42**, 1–43.
- Boyero, L., Pearson, R.G., Dudgeon, D., Ferreira, V., Graça, M.A.S., Gessner, M.O., Boulton, A.J., Chauvet, E., Yule, C.M., Albariño, R.J., Ramírez, A., Jr, J.F.G., Moretti, M.S., Chará-serna, A.M., Davies, J.N., Encalada, A., Lamothe, S., Buria, L.M., Castela, J., Cornejo, A., Li, A.O.Y., Erimba, C.M., Villanueva, V.D. & Zúñiga, C. (2012) Global patterns of distribution in stream detritivores: implications for biodiversity loss in changing climates. *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 134–141.
- Boyero, L., Pearson, R., Dudgeon, D., Graça, M.A.S., Gessner, M.O., Albariño, R.J., Ferreira, V., Yule, C., Boulton, A., Arunachalam, M., Callisto, M., Chauvet, E., Ramírez, A., Chará, J., Moretti, M.S., Gonçalves, J.F., Helson, J.E., Chará-Serna, A.M., Encalada, A., Davies, J.N., Lamothe, S., Cornejo, A., Li, A.O.Y., Buria, L.M., Villanueva, V.D., Zúñiga, C. & Pringle, C.M. (2011a) Global distribution of a key trophic guild contrasts with common latitudinal diversity patterns. *Ecology*, **92**, 1839–1848.
- Boyero, L., Pearson, R.G., Gessner, M.O., Barmuta, L.A., Ferreira, V., Graça, M.A.S., Dudgeon, D., Boulton, A.J., Callisto, M., Chauvet, E., Helson, J.E., Bruder, A., Albariño, R.J., Yule, C.M., Arunachalam, M., Davies, J.N., Figueroa, R., Flecker, A.S., Ramírez, A., Death, R.G., Iwata, T., Mathooko, J.M., Mathuriau, C., Gonçalves, J.F., Moretti, M.S., Jinggut, T., Lamothe, S., M'Erimba, C., Ratnarajah, L., Schindler, M.H., Castela, J., Buria, L.M., Cornejo, A., Villanueva, V.D. & West, D.C. (2011b) A global experiment suggests climate warming will not accelerate litter decomposition in streams but might reduce carbon sequestration. *Ecology Letters*, **14**, 289–294.
- Boyero, L., Pearson, R.G., Gessner, M.O., Dudgeon, D., Ramírez, A., Yule, C.M., Callisto, M., Pringle, C.M., Encalada, A.C., Arunachalam, M., Mathooko, J., Helson, J.E., Rincón, J., Cornejo, A., Flecker, A.S., Mathuriau, C., Erimba, C.M., Gonçalves, J.F.J., Moretti, M. & Jinggut, T. (2015) Leaf-litter breakdown in tropical streams: is variability the norm? *Freshwater Science*, **15**, 759–769.
- Boyero, L., Ramírez, A., Dudgeon, D. & Pearson, R.G. (2009) Are tropical streams really different? *Journal of the North American Benthological Society*, **28**, 397–403.
- Campbell, I.C. & Fuchshuber, L. (1995) Polyphenols, Condensed Tannins, and Processing Rates of Tropical and Temperate Leaves in an Australian Stream. *Journal of the North American Benthological Society*, **14**, 174–182.
- Chauvet, E. (1990) Hyphomycètes aquatiques du sud-ouest de la France. *Gaussenia*, **6**, 3–31.
- Datry, T., Corti, R., Claret, C. & Philippe, M. (2011) Flow intermittence controls leaf litter breakdown in a French temporary alluvial river: the “drying memory.” *Aquatic Sciences*, **73**, 471–483.
- Enriquez, S., Duarte, C. & Sand-Jensen, K. (1993) Patterns in decomposition rates among photosynthetic organisms: the importance of detritus C: N: P content. *Oecologia*, **94**, 457–471.
- Ferreira, V., Encalada, A.C. & Graça, M.A. (2012) Effects of litter diversity on decomposition and biological colonization of submerged litter in temperate and tropical streams. *Freshwater Science*, **31**, 945–962.
- García-Palacios, P., Mckie, B.G., Handa, I.T., Frainer, A. & Hättenschwiler, S. (2016) The importance of litter traits and decomposers for litter decomposition: A comparison of aquatic and terrestrial ecosystems within and across biomes. *Functional Ecology*, **30**, 819–829.
- Gessner, M.O. (1997) Fungal biomass, production and sporulation associated with particulate organic matter in streams. *Limnetica*, **13**, 33–44.
- Gessner, M.O. (2005a) Ergosterol as a measure of fungal biomass. *Methods to Study Litter Decomposition* (eds M.A.S. Graça, F. Bärlocher &

- M.O. Gessner), pp. 189–195. Springer-Verlag, Dordrecht, The Netherlands.
- Gessner, M.O. (2005b) Proximate lignin and cellulose. *Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide* (eds M.A.S. Graça, F. Bärlocher & M.O. Gessner), pp. 115–120. Springer-Verlag, Dordrecht, The Netherlands.
- Gessner, M.O., Bärlocher, F. & Chauvet, E. (2003) Qualitative and quantitative analysis of aquatic hyphomycetes in streams. *Freshwater mycology* (eds C.K.M. Tsui & K.D. Hyde), pp. 127–157. Fungal Diversity Press, Hong Kong.
- Gessner, M.O. & Chauvet, E. (1994) Importance of stream microfungi in controlling breakdown rates of leaf litter. *Ecology*, **75**, 1807.
- Gessner, M.O., Gulis, V., Kuehn, K.A., Chauvet, E. & Suberkropp, K. (2007) Fungal decomposers of plant litter in aquatic ecosystems. *The Mycota - Environmental and Microbial Relationships* (vol. IV), 2nd ed (eds C. Kubikak & I. Druzhinina), pp. 301–324. Springer, Berlin.
- Gessner, M.O., Swan, C.M., Dang, C.K., McKie, B.G., Bardgett, R.D., Wall, D.H. & Hättenschwiler, S. (2010) Diversity meets decomposition. *Trends in Ecology & Evolution*, **25**, 372–380.
- Gonçalves, J.F., Graça, M.A. & Callisto, M. (2006) Leaf-litter breakdown in 3 streams in temperate, Mediterranean, and tropical Cerrado climates. *Journal of the North American Benthological Society*, **25**, 344–355.
- Gonçalves, J.F., Graça, M.A. & Callisto, M. (2007) Litter decomposition in a Cerrado savannah stream is retarded by leaf toughness, low dissolved nutrients and a low density of shredders. *Freshwater Biology*, **52**, 1440–1451.
- Graça, M.A.S. (2001) The role of invertebrates on leaf litter decomposition in streams – a review. *International Review of Hydrobiology*, **86**, 383–393.
- Graça, M.A.S., Hyde, K. & Chauvet, E. (2016) Aquatic hyphomycetes and litter decomposition in tropical - subtropical low order streams. *Fungal Ecology*, **19**, 182–189.
- Gulis, V., Marvanová, L. & Descals, E. (2005) An illustrated key to the common temperate species of aquatic hyphomycetes. *Methods to Study Litter Decomposition* (eds M.A.S. Graça, F. Bärlocher & M.O. Gessner), pp. 153–167. Kluwer Academic, Dordrecht.
- IPCC. (2013) *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of the Intergovernmental Panel on Climate Change Working Group I to The Fifth Assessment Report*.
- Irons, J.G., Oswood, M., Stout, R. & Pringle, C. (1994) Latitudinal patterns in leaf litter breakdown: is temperature really important? *Freshwater Biology*, **32**, 401–411.
- Jenkins, C.C. & Suberkropp, K. (1995) The influence of water chemistry on the enzymatic degradation of leaves in streams. *Freshwater Biology*, **33**, 245–253.
- Lecerf, A. & Chauvet, E. (2008) Diversity and functions of leaf-decaying fungi in human-altered streams. *Freshwater Biology*, **53**, 1658–1672.
- Makkonen, M., Berg, M.P., Handa, I.T., Hättenschwiler, S., van Ruijven, J., van Bodegom, P.M. & Aerts, R. (2012) Highly consistent effects of plant litter identity and functional traits on decomposition across a latitudinal gradient. *Ecology Letters*, **15**, 1033–1041.
- Mathuriau, C. & Chauvet, E. (2002) Breakdown of leaf litter in a neotropical stream. *Journal of the North American Benthological Society*, **21**, 384–396.
- Melillo, J.M., Aber, J.D. & Muratore, J.F. (1982) Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology*, **63**, 621–626.
- Moretti, M.S., Gonçalves, J.J.F., Ligeiro, R. & Callisto, M. (2007) Invertebrates colonization on native tree leaves in a neotropical stream (Brazil). *International Review of Hydrobiology*, **92**, 199–210.
- Romaní, A.M., Chauvet, E., Febria, C., Mora-Gómez, J., Risse-Buhl, U., Timoner, X., Weitere, M. & Zeglin, L. (2017) The biota of intermittent rivers and ephemeral streams: prokaryotes, fungi and protozoans. *Intermittent Rivers and Ephemeral Streams: Ecology and Management* (eds T. Datry, N. Bonada & A.J. Boulton), p. in press. Academic Press.
- Stout, R.J. (1989) Effects of Condensed Tannins on Leaf Processing in Mid-Latitude and Tropical Streams: A Theoretical Approach. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **46**, 1097–1106.

- Tenkiano, N. & Chauvet, E. (2017) Tropical Shift in Decomposers' Relative Contribution to Leaf Litter Breakdown in Two Guinean Streams. *Biotropica*, **49**, 439-442.
- Wallace, J.B., Eggert, S.L., Meyer, J.L. & Webster, J.R. (1997) Multiple trophic levels of a forest stream linked to terrestrial litter inputs. *Science*, **277**, 102-104.
- Wantzen, K.M. & Wagner, R. (2006) Detritus processing by invertebrate shredders: a neotropical-temperate comparison. *Journal of the North American Benthological Society*, **25**, 216-232.
- Webster, J.R. & Benfield, E.F. (1986) Vascular plant breakdown in fresh-water ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **17**, 567-594.
- Yuan, Z.Y. & Chen, H.Y.H. (2009) Global trends in senesced-leaf nitrogen and phosphorus. *Global Ecology and Biogeography*, **18**, 532-542.

Table S1. Aquatic hyphomycete species associated with the two litter species decomposing in the two Guinean streams. Numbers are the average relative abundances (%) of species, determined from the conidial production (for each time, stream, and litter species) and averaged from three blocks.

| Litter species | <i>Alchornea cordifolia</i> | | | | | | <i>Pterocarpus santalinoides</i> | | | | | | |
|--|-----------------------------|-------|-------|--------|-------|-------|----------------------------------|-------|-------|--------|-------|-------|-------|
| Stream | Boutroun | | | Djodon | | | Boutroun | | | Djodon | | | |
| Time (d) | 14 | 28 | 42 | 14 | 28 | 42 | 14 | 28 | 42 | 14 | 28 | 42 | 56 |
| <i>Anguillospora longissima</i> (Sacc. & Syd) Ingold | 1.79 | 2.27 | | | 1.10 | | 0.48 | 1.12 | | 5.88 | 2.78 | 0.33 | |
| <i>Beltrania rhombica</i> Penzig | 1.01 | | | 0.25 | 0.13 | | 0.30 | | | 2.27 | | | |
| <i>Campylospora chaetocladia</i> Ranzoni | 3.61 | 3.19 | | | | 2.11 | 2.40 | 1.96 | 5.48 | 2.38 | 7.07 | 0.37 | |
| <i>Clavariana aquatica</i> Nawawi | | 0.46 | 2.09 | | | | | | | | | | |
| <i>Clavariopsis aquatica</i> De Wildeman | 2.60 | | | | | 1.84 | 0.30 | | 0.62 | | 0.76 | 0.33 | 0.93 |
| <i>Clavariopsis brachycladia</i> Tubaki | 18.84 | 6.29 | 32.65 | 33.87 | 23.98 | 40.67 | 35.65 | 11.03 | 1.33 | 2.38 | 10.10 | 33.10 | 65.13 |
| <i>Camposporium pellucidum</i> (Grove) Hughes | 1.01 | 2.44 | 0.14 | | | 6.36 | | 2.87 | | | | | 4.28 |
| <i>Flabellospora acuminata</i> Descals | | 0.10 | | | | | | | | | 0.76 | 0.03 | |
| <i>Lateriramulosa uni-inflata</i> Matsushima | 1.01 | | | | | | | | | | | | |
| <i>Lunulospora curvula</i> Ingold | 4.76 | 2.11 | | 1.49 | 2.58 | 0.09 | 0.60 | | | | | 0.18 | |
| <i>Lunulospora cymbiformis</i> K. Miura | 42.63 | 14.90 | | 32.00 | 48.08 | 5.62 | 29.18 | 54.50 | 26.49 | 29.27 | 43.52 | 51.83 | 5.53 |
| <i>Mycocentrospora ?clavata</i> S.H. Iqbal | 3.17 | 0.10 | | | 7.73 | | 14.79 | | | | | | |
| <i>Pyramidospora ?densa</i> Alasoadura | | | | 31.88 | 1.65 | | 3.81 | | 5.63 | | 14.14 | | 0.62 |
| <i>Tripodermum camelopardus</i> Ingold, Dann & McDougall | | | | 0.25 | | 0.19 | | | | | 2.78 | 0.27 | 0.27 |
| <i>Tripodermum myrti</i> (Lind) S. Hughes | | 2.27 | | | | 9.27 | | | 3.48 | 13.33 | 2.27 | 7.82 | 8.39 |
| <i>Triscelophorus acuminatus</i> Nawawi | 19.19 | 65.85 | 59.24 | 0.25 | 14.74 | 2.71 | 7.08 | 28.52 | 52.98 | 46.75 | 13.55 | 6.11 | 8.86 |
| <i>Triscelophorus monosporus</i> Ingold | 0.39 | | 5.88 | | | 31.14 | 5.41 | | 4.00 | | | | 5.62 |

Biodiversity and biogeography of stream litter fungi and bacteria across the globe

Soumis à *ISME journal*

Sahadevan Seena^{1,2*}, Olímpia Sobral^{1,2}, Brendan G. McKie³, David Dudgeon⁴, Mark O. Gessner^{5,6,7}, Felix Bärlocher⁸, Eric Chauvet⁹, Luz Boyero^{10,11,12}, Verónica Ferreira¹, André Frainer^{13,14}, Andreas Bruder¹⁵, Christoph D. Matthaei¹⁵, Stefano Fenoglio¹⁶, Kandikere R. Sridhar¹⁷, Ricardo J. Albariño¹⁸, Michael M. Douglas^{19,20}, Andrea C. Encalada^{21,1}, Erica Garcia²⁰, Darren P. Giling⁵, Sudeep D. Ghate¹⁷, Vítor Gonçalves²², Tomoya Iwata²³, Andrea Landeira-Dabarca²¹, Damien McMaster²⁰, Adriana O. Medeiros²⁴, Josheena Naggea²⁵, Jesús Pozo¹⁰, Pedro M. Raposeiro²², Christopher M. Swan²⁶, Nathalie S.D. Tenkiano²⁷, Catherine M. Yule²⁵, Manuel A.S. Graça^{1,28}

*Correspondence: S. Seena (seena.sahadevan@gmail.com)

Biodiversity and biogeography of stream litter fungi and bacteria across the globe

Sahadevan Seena^{1,2*}, Olímpia Sobral^{1,2}, Brendan G. McKie³, David Dudgeon⁴, Mark O. Gessner^{5,6,7}, Felix Bärlocher⁸, Eric Chauvet⁹, Luz Boyero^{10,11,12}, Verónica Ferreira¹, André Frainer^{13,14}, Andreas Bruder¹⁵, Christoph D. Matthaei¹⁵, Stefano Fenoglio¹⁶, Kandikere R. Sridhar¹⁷, Ricardo J. Albariño¹⁸, Michael M. Douglas^{19,20}, Andrea C. Encalada^{21,1}, Erica Garcia²⁰, Darren P. Giling⁵, Sudeep D. Ghate¹⁷, Vítor Gonçalves²², Tomoya Iwata²³, Andrea Landeira-Dabarca²¹, Damien McMaster²⁰, Adriana O. Medeiros²⁴, Josheena Naggea²⁵, Jesús Pozo¹⁰, Pedro M. Raposeiro²², Christopher M. Swan²⁶, Nathalie S.D. Tenkiano²⁷, Catherine M. Yule²⁵, Manuel A.S. Graça^{1,28}

¹MARE-Marine and Environmental Sciences Centre, University of Coimbra, PT-3004-517 Coimbra, Portugal. ²Centre of Molecular and Environmental Biology (CBMA), Department of Biology, University of Minho, Campus de Gualtar, 4710-057, Braga, Portugal. ³Department of Aquatic Sciences and Assessment, Swedish University of Agricultural Sciences, P.O. Box 7050, SE-75007, Uppsala, Sweden. ⁴School of Biological Sciences, The University of Hong Kong, Pokfulam, Hong Kong. ⁵Department of Experimental Limnology, Leibniz-Institute of Freshwater Ecology and Inland Fisheries (IGB), Alte Fischerhütte 2, 16775 Stechlin, Germany. ⁶Department of Ecology, Berlin Institute of Technology (TU Berlin), Ernst-Reuter-Platz 1, 10587 Berlin, Germany. ⁷Berlin Brandenburg Institute of Advanced Biodiversity Research (BBIB), Altensteinstraße 34, 14195 Berlin, Germany. ⁸Department of Biology, Mt. Allison University, Sackville, NB, E4L 1G7, Canada. ⁹EcoLab, Université de Toulouse, CNRS, INPT, UPS, Toulouse, France. ¹⁰Faculty of Science and Technology, University of the Basque Country (UPV/EHU), Leioa, Spain. ¹¹IKERBASQUE, Basque Foundation for Science, Bilbao, Spain. ¹²College of Science and Engineering, James Cook University, Townsville, Qld, Australia. ¹³Norwegian College of Fishery Science, UiT The Arctic University of Norway, 9037, Tromsø, Norway. ¹⁴Department of Arctic and Marine Biology, UiT The Arctic University of Norway, 9037, Tromsø, Norway. ¹⁵Department of Zoology, University of Otago, PO Box 56, Dunedin 9054, New Zealand. ¹⁶Department of Science and Technological Innovation, University of Piemonte Orientale, Alessandria, I-15121, Italy. ¹⁷Department of Biosciences, Mangalore University, Mangalagangothri, Mangalore 574 199, Karnataka, India. ¹⁸Fotobiology Lab, INIBIOMA, UNComahue-CONICET, 8400 Bariloche, Argentina. ¹⁹School of Earth and Environment, University of Western Australia, Perth, WA 6009, Australia. ²⁰Research Institute for the Environment and Livelihoods, Charles Darwin University, Darwin, NT 0909, Australia. ²¹Laboratorio de Ecología Acuática, Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales, Universidad San Francisco de Quito, Diego de Robles y Vía Interoceánica, 17-1200-841 Quito, Ecuador. ²²Centro de Investigación em Biodiversidade e Recursos Genéticos, CIBIO, InBIO Laboratório Associado, Pólo dos

*Correspondence: S. Seena (seena.sahadevan@gmail.com)

Açores & Departamento de Biologia da Universidade dos Açores, Ponta Delgada, Açores, Portugal.
²³*Faculty of Life and Environmental Sciences, University of Yamanashi, Takeda, Kofu 400-8510, Japan.*
²⁴*Laboratório de Microbiologia Ambiental Departamento de Botânica, Instituto de Biologia, Universidade Federal da Bahia, Campus Ondina, 40170-115 Salvador, BA, Brazil.* ²⁵*School of Science, Monash University Malaysia, Bandar Sunway, Selangor 47500, Malaysia.* ²⁶*Department of Geography & Environmental Systems, University of Maryland, Baltimore County, 211 Sondheim Hall, 1000 Hilltop Circle, Baltimore, MD 21250 USA.* ²⁷*Université Julius N'Yerere de Kankan, Kankan, Guinée.*
²⁸*Department of Life Sciences, University of Coimbra, PT-3004-517, Coimbra, Portugal.*

In forested streams, where primary production is very limited, allochthonous leaf litter is an important source of carbon and energy for detrital food webs. Thus litter decomposition, which involves fungi and bacteria, is a key ecosystem process. Current knowledge of the global patterns in the diversity of litter-associated microbes in streams is limited. Here we report on the first large scale study based on plant litter colonisation experiments in 19 globally distributed stream locations between 69°N and 44°S. Interestingly, richness of fungi showed no clear trend from the equator to the poles, and there was no apparent influence of major climatic factors or biogeographic realms. This outcome for fungi contrasts sharply with the response of bacterial richness, which was consistent with the latitudinal diversity gradient (LDG) that has been reported for macroorganisms and soil fungi; bacterial richness also reflected global variation in rainfall. These trends were related to a preponderance of endemic bacterial taxa in the tropics, whereas the same degree of tropical endemism was not observed for fungi. Although both fungi and bacteria exhibited moderate endemism limited to certain biogeographic realms; strikingly, they were most clearly grouped according to thermal preferences than to biogeographic realms, despite their contrasting latitudinal diversity patterns.

Introduction

Microbes, especially fungi and bacteria are major players in the litter decomposition in streams, (Boyero *et al.*, 2011; Gessner *et al.*, 2010; Tank *et al.*, 2010; Woodward *et al.*, 2012) influencing ecosystem carbon dynamics on land and in freshwater (Handa *et al.*, 2014). The role of freshwater ecosystems as components of the global carbon cycle is being increasingly acknowledged (Martinez, *et al.* 2014; Perkins *et al.*, 2012). Streams have been identified as hotspots of CO₂ emission (Battin, *et al.*, 2009; Perkins *et al.*, 2012), because they receive organic carbon of terrestrial origin and its in-stream decomposition releases CO₂ to the atmosphere. It is therefore important to understand the global distribution and richness of microbes, which drive ecosystem processes, to better predict ecosystem responses to global climate change.

There is considerable debate as to whether microbes follow the same global distribution patterns as plants and animals (Fuhrman *et al.*, 2008; Fierer *et al.*, 2011; Azovsky and Mazei, 2013; Tedersoo *et al.*, 2014), in particular, whether microbes are arranged along a latitudinal diversity gradient (LDG) characterized by increasing richness from the poles to the tropics (Hillebrand, 2004; Mittelbach *et al.*, 2007; Fuhrman *et al.*, 2008; Andam *et al.*, 2016). Furthermore, the importance of plate tectonics as a major factor governing the global distribution of plant and animal species is well established (Briggs, 1995; Holden, 2012; Cox *et al.*, 2016a), with many taxa following either the Laurasian or Gondwanan distribution patterns (Holden, 2012). In contrast, one of the most enduring tenets in microbial ecology is Baas-Becking's hypothesis that "everything is everywhere, but the environment selects" (Baas-Becking 1934;

O'Malley, 2007), implying that latitudinal and biogeographical patterning of microbial diversity is weak or lacking. Nonetheless, Taylor *et al.* (2006) concluded that microfungi do have a biogeography, and that fungal species do not necessarily occur everywhere. Recent studies suggest that the driving factors responsible for large-scale biogeographic patterns and taxon richness of fungi may be fundamentally different from bacteria, plants and animals (for review see Peay *et al.*, 2016).

In general, the richness of soil fungi and marine bacterial richness decreases towards the poles (Sul *et al.*, 2013; Tedersoo *et al.*, 2014), and soil fungi with strong dispersal abilities can dominate towards the poles (Cox *et al.*, 2016). A modeling study predicted season as a driver of marine bacterial biodiversity, which peaks at high latitudes in winter (Ladau *et al.* 2013); a recent study across a latitudinal gradient in the Atlantic found that diversity was higher in mid-latitudinal regions and decreased towards the equator (Milici *et al.*, 2016). Large-scale studies have also shown that soil fungal and bacterial taxa richness is influenced by climate as well as by chemical and physical soil properties (Tedersoo *et al.*, 2014; Zhou *et al.*, 2016), whereas dispersal limitation and environmental selection play a critical role in taxon richness of marine bacteria (Sul *et al.*, 2013). Evidence for strong geographic structure and dispersal limitation is shown for soil fungi (Talbot *et al.*, 2014; Tedersoo *et al.*, 2014). Despite the progress made in these recent studies, a globally congruent pattern of microbial diversity has not yet emerged.

One widely accepted overarching climate surrogate is latitude (Boyero *et al.*, 2011, Jetz *et al.*, 2008, Parmesan and Yohe, 2003). Therefore, we tested the hypothesis that microbial taxa richness decreases with latitude, similar to the pattern described for macroorganisms. Furthermore, we predicted that the global distribution of microbial taxa would follow the terrestrial biogeographic realms. Currently, eight terrestrial biogeographic realms are typically recognized based on distributional patterns of terrestrial organisms, due to their isolation by continental drift (Olson *et al.*, 2001).

To reduce the influence of confounding factors related to small-scale habitat conditions, we

focused on microbial communities in a well-defined microhabitat, decomposing leaf litter in streams, where both fungi and bacteria are important (Güsewell and Gessner, 2009, Romani *et al.*, 2006). Specifically, we explored the diversity and composition of litter-associated microbes in a global-scale study along a latitudinal gradient that encompassed 19 streams in 18 countries on five continents.

Materials and methods

Study sites and field work

The 19 study streams were distributed on both hemispheres with locations extending from 69°N to 44°S (Supplementary Table S1 and Supplementary Figure S1). Mean annual air temperature (°C) and rainfall (mm) data were obtained from climate-data.org (<http://en.climate-data.org/>; accessed February 2016) and AIC (Autoridad Interjurisdiccional de Cuencas de los Ríos Limay, Neuquén y Negro, Bureau of Water Resources Management, Argentina; <http://www.aic.gov.ar/aic/default.aspx#v>).

All *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. (black alder: Betulaceae) leaves were collected at a single site on the banks of the Mondego River at Lages, Coimbra (40°11'21"N, 8°25'30"W"). Kits containing air dried alder leaves (3 biological replicates containing 2g of alder leaves), fine-mesh (0.5 mm) bags, DNAGard® (Biomatrica, San Diego, CA, USA) and protocols were shipped from Coimbra, Portugal, to 18 additional, globally distributed locations to conduct highly standardised litter colonisation experiments during the dry season in tropical and during autumn in temperate and arctic streams until the litter lost around 40-50 % of its initial mass. The leaves were not sterilized prior to colonization as the initial quality (i.e. chemical composition) of the leaves would be drastically affected (Howard and Frankland, 1973) and it was also earlier demonstrated that microbes present initially on the litter have little influence on the decomposition or fungal succession (Bärlocher and Kendrick, 1974). Generally, once the litter falls in the streams, the stream microbes colonise the leaves for conditioning and are able to quickly outcompete the microbes in the leaves, as like in the case of aquatic fungi (Nikolcheva *et al.*, 2005; Frossard *et al.*, 2013). To determine the richness of the initial microbial assemblage, DNA was extracted from randomly selected alder leaves in replicates of 3,

pooled and sequenced before shipping. No statistical methods were used to predetermine sample size. The colonisation time period for 40-50 % mass loss of litter was predicted from previous litter decomposition experiments (Gessner *et al.*, 1993). Alder was chosen because the genus is very widespread in the Holarctic (Palearctic and Nearctic) and also occurs in the Neotropics. It has been used previously as a standard litter in global decomposition studies (Boyer *et al.*, 2011), and the leaves are readily consumed by tropical detritivores (Encalada *et al.*, 2010). Common properties of the experimental streams were: (1) low order (1-3 according to Strahler (Strahler, 1957); (2) <50 cm depth and <5 m wide; (3) coarse stony substrates; (4) no major anthropogenic impacts; and (5) no invasive tree species. Stream physico-chemical characteristics including nutrient (N and P) concentrations (APHA, 1995) were determined when the litter was deployed and retrieved. Three litter bags were retrieved and 10 leaf discs (12 mm diameter) were cut per bag with a sterile cork borer, immediately placed in 3 sterile screw-cap tubes containing 1 ml of DNAGard® solution and sent to MARE laboratory (University of Coimbra, Portugal) for DNA extraction.

DNA extraction and diversity analysis

From each replicate (a set of 10 leaf discs) microbial DNA was extracted with the PowerSoil® DNA isolation kit (MoBio laboratories, Carlsbad, CA, USA) according to the manufacturer's instructions and pooled. The concentration of extracted DNA (>20 ng/μl) was confirmed with NanoDrop 2000c spectrophotometer (Wilmington, DE, USA) before storing the DNA at -20 °C. The DNA samples from all the replicates from each country were pooled and sent to Research and Testing Laboratory (Lubbock, TX, USA; www.researchandtesting.com) for Illumina MiSeq sequencing using ITS primer pairs for fungi (ITS3 F: 5'GCATCGATGAAGAACGCAGC 3' and ITS4R: 5'TCCTCCGCTTATTGATATGC3') (White 1990) and 16S primer pairs (515F 5'GTGCCAGCMGCCGCGGTAA3' and 806R 5'GGACTACHVGGGTWTCTAAT3') for bacteria (Bacteria and Archaea) (Caporaso *et al.*, 2011). The Illumina Paired-End reAd mergeR (PEAR) was used to merge the forward and reverse reads (Zhang *et al.*, 2014), followed by sorting the length of sequence reads from longest to shortest. The USEARCH algorithm was used to perform prefix de-replication and clustering at a 4 % divergence

(Edgar, 2010). The clusters were then categorized into operational taxonomic units (OTUs) using the UPARSE OTU selection algorithm (Edgar, 2013). UCHIME chimera detection software was used in *de novo* mode to check for chimaeras (Edgar *et al.*, 2011). Each of the original reads was then assigned back to their OTUs using the USEARCH global alignment algorithm (Edgar, 2010). The centroid sequence from each cluster was run with USEARCH against a database of high-quality 16S and ITS sequences from nr/nt and maintained by the Research and Testing Laboratory. USEARCH global performed an OTU assignment, with a minimum identity of 90% over the entire sequence. The alignment also required 97% of the query sequence be aligned to the reference sequence, which also ensured confident matches if the identity was only 90%, and those taxonomic levels that failed to achieve 51% confidence values were marked “Unknown” (Bokulich *et al.*, 2015). The taxonomic information that was missing in the database at a particular level was marked as “Unclassified”. According to Bokulich *et al.*, (2015) USEARCH finds the top 6 matches in the database for each sequence and attempt to assign a confidence value to each taxonomic level. From the 6 top matching sequences, the first top sequence is compared against the 5 remaining sequences. The number of taxonomic matches that agreed with the base match of the top sequence was then determined and a confidence value was assigned from the number of agreements as below: Confidence value = N/TN; where N is the number of matching taxa and TN is the total number of taxa. Raw sequences from the alder leaves before and after inoculation and were deposited in the NCBI database (Sequence Read Archives; SRA) respectively, under accession number SRP072752 and SRP ????? (will be provided later).

Data analysis

A rarefaction curve was generated showing the number of sequences versus the number of OTUs for both fungi and bacteria. We did not perform rarefying as it is shown to be inefficient and this process is not recommended (see McMurdie and Holmes, 2014). Fungal and bacterial richness was expressed as observed number of operational taxonomic units (OTUs) and was quantified using the Chao1 richness estimator with the phyloseq package using the estimate_richness function

(McMurdie and Holmes, 2014). Barplots of the dominant fungi and bacteria were generated using average OTU relative abundance. All analyses were conducted in R (R Development Core Team, 2011), using the vegan (Oksanen *et al.*, 2011) packages.

We used linear regression (Zuur *et al.*, 2007) to test the hypothesis that microbial litter communities vary with latitude. We also examined whether microbial richness and the ratio between bacterial to fungal richness varied according to the physico-chemical and other environmental characteristics of streams (For environmental variables see Table 1. All regressions were performed by using Statistica (Version 10, StatSoft Inc., Tulsa, AZ, USA). All data were checked for normality and homoscedasticity; where necessary, a natural logarithmic transformation was applied to meet these assumptions. Hierarchical clustering was performed using OTUs presence/absence data to examine compositional similarity of microbial OTUs in different biogeographic realms. A Bray-Curtis similarity matrix using group-average linking method was used to establish cluster dendrogram. Differences in microbial communities among biogeographic realms were assessed by ANalysis Of SIMilarity (ANOSIM) with up to 1000 permutations using Primer Version 6 software (Clarke *et al.*, 2006). To further establish interconnections based on shared microbial OTUs, we generated cross-country networks by using Gephi 0.9 (Bastian *et al.*, 2009).

Results and discussion

Mean stream water temperature during the study (3.1-26.2 °C), mean annual air temperature (0.9-27.4 °C), and mean annual rainfall (527-4273 mm) (Supplementary Tables S1 and S2) were all significantly related to absolute latitude across our sites (Supplementary Figure S2). However, there were no latitudinal trends in mean pH, conductivity or concentrations of dissolved oxygen, phosphate or nitrate.

Table 1. Linear regression model, coefficient coefficient (r), and p-value of the relationships between microbial, bacterial, and fungal OTU richness and the natural logarithm of the bacterial to fungal OTU richness ratio with water physico-chemical and environmental characteristics of the streams sites. OTU richness was determined with chao1 estimator.

| Variable | Microbial | Bacterial | Fungal | Bacterial:Fungal |
|--|---|---|---|---|
| Water temperature (°C) | y = 679.2788+16.6191*x r = 0.274 p = 0.256 | y = 622,4239+17,5596*x r = 0.288 p = 0.231 | y = 54.3678-0.5844*x r = -0.239 p = 0.338 | y = 2.2743+0.0318*x r = 0.384 p = 0.148 |
| Air temperature (annual mean; °C) | y = 179.1759+301.0091*x r = 0.429 p = 0.067 | y = 105.5069+313.2259*x r = 0.445 p = 0.057 | y = 53.0531-0.4798*x r = -0.197 p = 0.434 | y = 1.5231+0.4911*x r = 0.517 p = 0.028 |
| Rainfall (annual mean; mm) | y = 2315.3832+452.2524*x r = 0.533 p = 0.019 | y = -2430.1268+462.,1363*x r = 0.542 p = 0.017 | y = 69.9321-3.2473*x r = -0.093 p = 0.715 | y = -1.5001+0.5915*x r = 0.498 p = 0.036 |
| Absolute latitude (degrees) | y = 1329.0782-13.4435*x r = 0.452 p = 0.017 | y = 1298.3315-13.8725*x r = -0.556 p = 0.013 | y = 37.6127+0.281*x r = 0.280 p = 0.260 | y = 3,4225-0.0224*x r = -0.657 p = 0.003 |
| pH | y = 782.5163+15.9375*x r = 0.028 p = 0.909 | y = 787.8365+8.9888*x r = 0.016 p = 0.949 | y = -13.8015+8.5002*x r = 0.386 p = 0.113 | y = 4.056-0.1931*x r = -0.259 p = 0.300 |
| Conductivity (µS.cm ⁻¹) | y = 946.603-0.6508*x r = -0.082 p = 0.738 | y = 909.856-0.7528*x r = -0.095 p = 0.700 | y = 41.4728+0.0702*x r = 0.226 p = 0.367 | y = 21.5711-0.022*x r = -0.087 p = 0.731 |
| Dissolved oxygen (mg.L ⁻¹) | y = 1616.6549-74.727*x r = -0.340 p = 0.154 | y = 1619.5791-79.6548*x r = -0.361 p = 0.129 | y = 18.847+2.8323*x r = 0.256 p = 0.305 | y = 4.159-0.1493*x r = -0.398 p = 0.102 |
| Nitrate-N (mg.L ⁻¹) | y = 890.4011+18.2419*x r = 0.015 p = 0.952 | y = 843.5327+24.801*x r = 0.020 p = 0.935 | y = 45.9782+3.1813*x r = 0.064 p = 0.801 | y = 2.7197-0.1393*x r = -0.082 p = 0.745 |
| Phosphate-P (mg.L ⁻¹) | y = 858.8703+871.0621*x r = 0.218 p = 0.369 | y = 813.6798+885.9683*x r = 0.221 p = 0.363 | y = 47.4066-9.3329*x r = -0.061 p = 0.811 | y = 19.0084+19.7205*x r = 0.157 p = 0.532 |

Illumina MiSeq sequencing of colonised alder leaves revealed 986,847 and 677,305 sequences for fungi and bacteria, respectively, which were reduced to 781,034 and 649,760 by quality filtering (Supplementary Tables S3 and S4), representing all major classes of fungi and bacteria (Supplementary Figures S3a, S3b and Supplementary Tables S3 and S4). Globally, fungal OTUs comprised of Ascomycota (79.7%), Zygomycota (17.6%) and Basidiomycota (2.7%) (Supplementary Table S5) and bacterial OTUs were dominated by Proteobacteria (74.6%) and Bacteroidetes (11.8%) (Supplementary Table S6). Archaea accounted for only 0.011% of the total bacterial OTUs (Supplementary Table S6). Ascomycota and proteobacteria was also the dominant phylum of fungi and bacteria associated to leaf litter sample in the soil (Schneider *et al.*, 2012). When analysed with fungal primers, other litter-associated taxa were Cnidaria (0.002%), Nematoda (0.001%), Chlorophyta (0.36%),

Streptophyta (11%) and indefinable OTUs (0.007%). 16S primer pairs did not yield any taxa other than bacteria and Archaea.

Dominant litter-associated fungi and bacteria

The relative abundances of fungi and bacteria at the genus level varied among different locations (Supplementary Figure S4a, S4b). Fast growing *Penicillium* and *Mucor* were the most abundant fungi in the streams with water temperature $\geq 8.6^{\circ}\text{C}$, except in Japan (Supplementary Figure S4a). Its presence at stream temperatures of 8.6-21.3°C accords well previous work recording the optimum temperature for the growth of *Penicillium* is 10°C to 25°C and that growth is suppressed at 5°C (Graça and Ferreira, 1995). The barplot of relative abundance of bacterial genera indicated that most bacteria present on *Alnus* litter were unknown (Supplementary Figure S4d). Proteobacteria was the most abundant phylum in our samples (Supplementary Figure S4d), and

also dominates in soil (Schneider *et al.*, 2012) and freshwater (Hayer *et al.*, 2016). The Illumina MiSeq sequencing of *Alnus* leaves before colonization revealed 224,775 fungal and 10,175 bacterial sequences after quality filtering (Supplementary Tables S7, S8). Trichocomaceae (unknown genus; 78.5%) and *Aspergillus* (20.8%) were the dominant fungi initially (Supplementary Figure S4c), but this pattern changed after in-stream incubation and colonization by aquatic fungi and varied among geographic locations (see Supplementary Figure S4a). Proteobacteria (unknown genus; 14.5%), *Pseudomonas* (12.1%) and Rhizobiales (unknown genus; 10.3%) were abundant on the leaves before they were placed in streams (Supplementary Figure S4d), and some of these were also found on the colonized leaf litter (Supplementary Figure S4b). To date, there is little information on which bacterial taxa are involved in stream litter decomposition (See Hayer *et al.* 2016) so, during this study, we followed the general assumption that, as with the fungi, the initial bacterial assemblages on litter were replaced by an assemblage that representing the bacterial communities in the respective streams (Nikolcheva *et al.*, 2005; Frossard *et al.*, 2013). We used the universally conserved 16S rRNA gene to assess the diversity of bacteria, as it is most widely used to predict gene sequence similarity of bacteria in environmental samples (Lan *et al.*, 2016). However, marker genes that are less conserved are may better classify prokaryotes at lower taxonomic levels (Lan *et al.*, 2016), and our usage the 16S rRNA gene may have resulted in some underestimation of bacterial richness giving impression of more cosmopolitan distributions.

Microbial OTU richness

Rarefaction curves were computed to check whether fungal and bacterial OTU richness were close to saturation. All rarefaction curves for both fungi and bacteria approached asymptote suggesting that our sequencing were sufficient to represent the microbial assemblages (Supplementary Figures S5a, S5b). Fungal OTU richness of samples from Guinea could not be estimated, as 99% of the query sequences gave no hit in the database. This suggests a need for expanding the reference sequence library of aquatic microbes associated to leaf litter, and shows how little is known of the global diversity of these organisms.

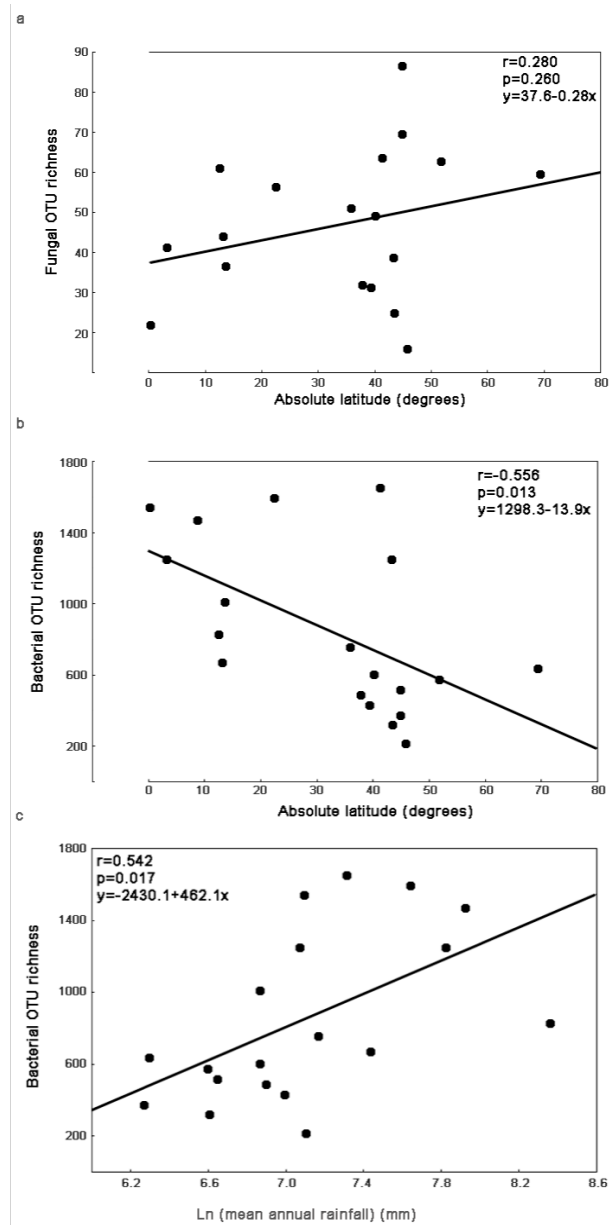


Figure 1. Linear regression model, correlation coefficient (r), and p -value of the relationships between fungal OTU richness and absolute latitude (a); bacterial OTU richness and absolute latitude (b) and natural logarithm of the mean annual rainfall (c); $n=19$.

Generally, the litter-decomposition in the streams is bought about by the interactions among fungi and bacteria (Güsewell and Gessner, 2009, Romani *et al.*, 2006). Therefore we first explored how the sum of bacteria and fungi (the total microbes) varied with the distance from the equator. Total microbial OTU richness decreased towards the poles and increased with annual rainfall (Supplementary Figures S6a, S6b). Fungal OTU richness did not display a clear LDG (Figure 1a) and was insensitive to climatic factors (Table 1). In contrast, bacterial OTU richness decreased polewards (Figure 1b) and was affected by rainfall (Figure 1c, Table 1). This finding

differs from a continental-scale study on soils, where taxon richness of both fungi and bacteria were influenced by annual mean temperature and annual rainfall (Zhou *et al.*, 2016). Generally, fungal (especially hyphomycete) species richness and biomass is lower in tropical and subtropical streams than in temperate streams (for reviews see Graça *et al.*, 2016; Duarte *et al.*, 2016). Freshwater and terrestrial ecosystems differ in many fundamental ways (Vinson and Hawkins, 2003). For instance at a local scale in a freshwater ecosystem, the annual precipitation impacts species richness through hydrologic regime like drought and floods, while in terrestrial ecosystems diversity is controlled by primary productivity (Hawkins *et al.*, 2003; Hawkins and Felizola Diniz-Filho, 2004). Distance from the equator and precipitation drives fungal richness in terrestrial ecosystems (Tedersoo *et al.*, 2014), which was similar to the pattern we found for litter-associated bacteria in streams. However recent global-scale DNA-sequencing datasets have begun to show that patterns of fungal diversity, and there variations in species richness, differ from those of bacteria, plants and animals (for review see Peay *et al.*, 2016).

We found that global Chao1 OTU richness of bacteria (16194.38) was almost twice that of fungi (846.26), and the bacteria to fungus richness ratio decreased from the equator to the poles (Figure 2a). Our regression analyses suggested these patterns were positively correlated with mean annual rainfall and air temperature (Figure 2b, 2c, Table 1). Since overall bacterial OTU richness exceeded that of fungi, patterns of total microbial diversity were driven by bacteria. These global trends were related to a preponderance of endemic bacterial taxa in the tropics, whereas the same degree of tropical endemism was evident among fungi.

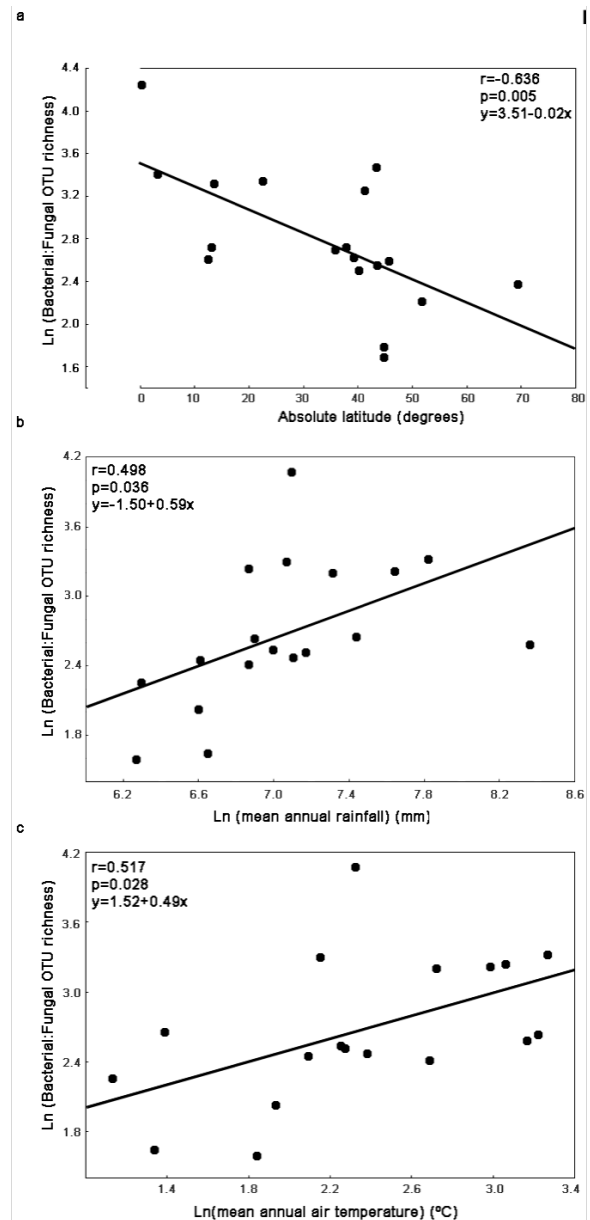


Figure 2. Linear regression model, correlation coefficient (r), and p -value of the relationships between natural logarithm of the ratio of bacterial:fungal OTU richness and absolute latitude (a), natural logarithm of mean annual rainfall (b) and natural logarithm of mean annual air temperature (c); $n = 19$.

Endemism and ubiquitousness of litter-associated microbes

A total of 123 bacterial species (out of 448 species), unique to single locations were identified as 100% endemic, with 68 species being restricted to tropical sites (Figure 3, Supplementary Table S9), whereas endemic fungal species (50 out of 129) did not follow any specific geographical trend (Figure 3, Supplementary Table S10). India (18%) showed the highest fungal endemism, closely followed by Hong Kong and New Zealand (16% each), Norway (14%) and Italy (12%). Considering species restricted to two localities only, 55.8% of fungi and 39.1% bacteria showed this moderate endemism

(Supplementary tables S11 and S12). Patterns of endemism among biogeographic realms were not consistent; the majority of endemic fungi were in the Palearctic realm (32.98%) followed by Australasia (22.34%), the Neotropics (18.09%) and Indo-Malaya (17.02%) (Supplementary Table S11), whereas the majority of endemic bacteria were in the Neotropics (36.89%) followed by the Palearctic realm (32.44%) and Indo-Malaya (23.56%) (Supplementary Table S12).

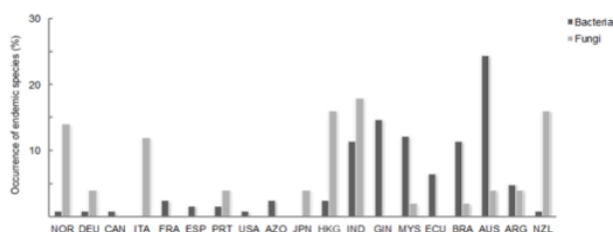


Figure 3. Percentage of occurrence of endemic species of fungi and bacteria in the 19 streams across the globe. Norway (NOR), Germany (DEU), Canada (CAN), Italy (ITA), France (FRA), Spain (ESP), Portugal (PRT), United States of America (USA), Azores (AZO), Japan (JPN), Hong Kong (HKN), India (IND), Guinea (GIN), Malaysia (MYS), Ecuador (ECU), Brazil (BRA), Australia (AUS), Argentina (ARG), New Zealand (NZL).

Twenty-one species of bacteria were present at all 19 locations, and 124 species were found at least in 10 locations (Supplementary Table S13). Interestingly, no fungal species occurred at all locations, but *Cladosporium* sp. and an unknown *Penicillium* species were ubiquitous and present at (respectively) 18 and 17 locations. Sixteen species were recorded at more than 10 locations; 5 were hyphomycetes and major decomposers (Duarte et al., 2016) (Supplementary Table S14). Although 300 aquatic hyphomycete species have been described, sequences of only ca. 72 species are available in the National Center for Biotechnology Information (NCBI) (Duarte et al., 2013). Suggesting that the aquatic fungal diversity may need to be revisited, considering the recent advances in molecular based studies in soil fungi (Anderson and Cairney, 2004; Peay et al., 2008). It is, therefore, not surprising that terrestrial fungal pattern often promises deeper insight with molecular approaches.

Effect of water temperature on the distribution of litter-associated microbes

The global distribution of terrestrial fungi follows the well-established biogeographic realms of macroorganisms (Tedersoo et al., 2014). In our study, however, hierarchical clustering (Fig. 4a, b) grouped sites from different biogeographic realms

within each of 4 fungal and 2 bacterial clusters with, for example, New Zealand from the Australasia realm grouped with France from the Palearctic. These clusters were associated with different stream water temperature bands (Figure 4a; ANOSIM, global $R=0.65$, $p=0.001$ for fungi, and global $R=0.82$, $p=0.001$ for bacteria), with Japan being the only exception. This suggests that water temperature plays an important role in determining the occurrence of litter-associated microbes in streams across the globe.

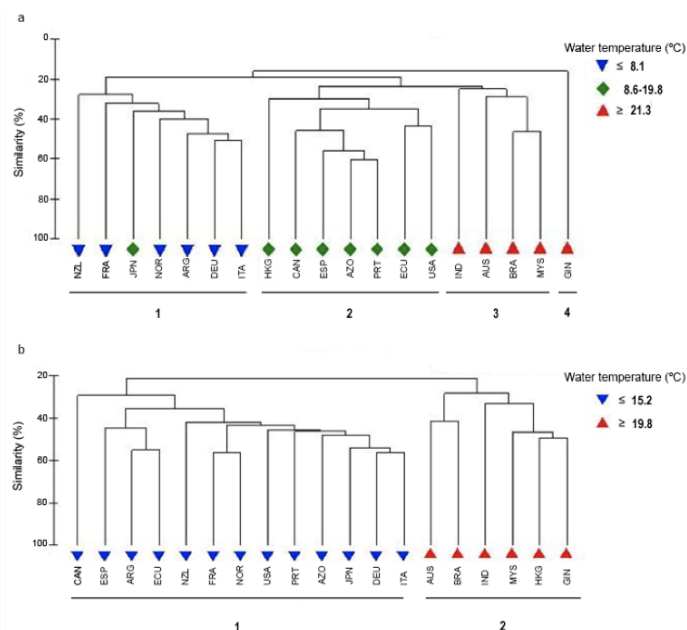


Figure 4. Hierarchical clustering (group average) of litter-associated stream fungi (a) and bacteria (b) based on presence/absence of OTUs at 19 locations distributed across the globe. Branch lengths were determined using the Bray-Curtis similarity index. Mean water temperature bands were ≤ 8.1 , 8.6-19.8 and ≥ 21.3 °C for fungi and ≤ 15.2 and ≥ 19.8 °C for bacteria. For locations of stream sites see Figure 3.

The two tropical countries Brazil and Malaysia, which are 17,000 km distant, shared a majority of their fungal OTUs (61,477 OTUs), followed by temperate Italy and New Zealand (sharing 29,084 OTUs) (Figure 5a), which are even further apart (18,500 km). Sites that clustered within the temperature range of ≤ 8.1 °C (Figure 5a) also exhibited considerable similarity in fungal composition. Italy, France and Germany had a high similarity (6247-7725 OTUs) in hyphomycete assemblages, and Japan also shared many of these (2162-2272 OTUs) (Figure 5b) with the consequence that Japanese site (mean water temperature of 9.7 °C: Supplementary Table S2) grouped within the cluster corresponding to a temperature band of ≤ 8.1 °C (Figure 4a). In contrast, the bacterial taxa that were shared among sites were most common among the

streams in the temperature bands ≤ 15.2 and ≥ 19.8 °C (Figure 5c). Aquatic fungi differ in their preferred thermal ranges for growth, reproduction and functional role (Chauvet and Suberkropp, 1998), so that temperature determines rates of litter processing and the composition of fungal assemblages (Martinez *et al.*, 2014). We are not aware of any studies of the responses of litter-associated bacteria to temperature.

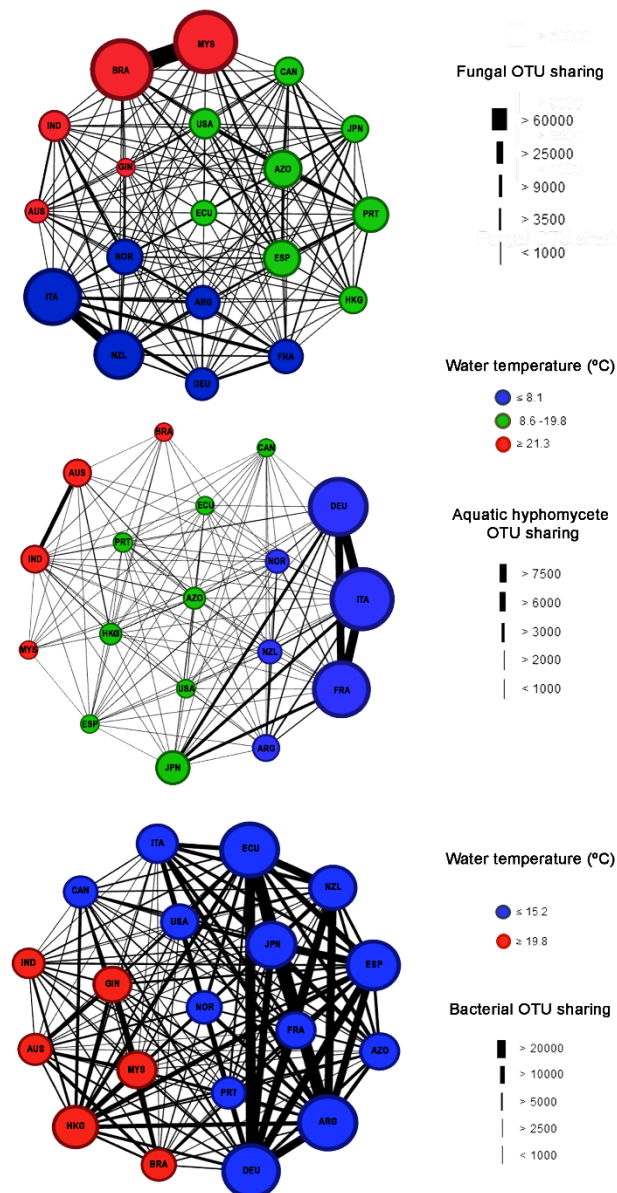


Figure 5. Fungal (a), aquatic hyphomycete (b), and bacterial (c) interconnections based on shared OTUs among 19 stream sites distributed across the globe. Locations are colour coded according to mean water temperature. For locations of sites see Figure 3.

A key insight emerging from our data is that despite similar tendency of fungi and bacteria to occur in thermal bands, they showed dissimilar biodiversity patterns

and biogeographical clustering. There is some evidence that the biogeography of aquatic hyphomycetes is species specific (Duarte *et al.*, 2012), and that, as found here, their community composition in geographically distant locations within comparable climatic zones may be similar (for review see Duarte *et al.*, 2016). There are, however, no reports on the biogeography of litter-associated bacteria in streams or on soil. Our study suggests that while some stream microbial OTUs are ubiquitous (Supplementary Table S13, S14), others exhibit moderate endemism, while more bacteria than fungi were endemic (Supplementary Table S11 and S12).

We suggest that aquatic microbes may follow ‘moderate endemism model’ of microbial biogeography as proposed for small eukaryotes (Foissner 1999) although, clearly, this is a topic that needs further investigation so that a more robust understanding of global distribution patterns can be gained. Our results point to an overwhelming influence of climate on the global distribution of litter-associated microbes, stream especially bacteria. This suggests that climate change might induce shifts in litter microbial communities, particularly in communities adapted to cold environments (Christiansen *et al.*, 2017) or to those that currently experience minimal temperature fluctuations, such as in equatorial latitudes (Perez *et al.*, 2016). A corollary of such community shifts and the potential loss of key species is that expression patterns of enzymes assuming important roles in litter decomposition may lead to detrimental cascading effects in food webs that could alter biogeochemical cycles (Christiansen *et al.*, 2017) and compromise ecosystem services and human well-being (Chapin *et al.*, 2000; Sandifer *et al.*, 2015; Wall *et al.*, 2015). In earlier studies, different

primary factors have known to control the large-scale biogeographical and richness patterns in bacterial and fungal root mutualists that co-occur on alder as host plants (Pölme *et al.*, 2013; Pölme *et al.*, 2014). An important caveat to the generalisation of biodiversity and biogeography pattern is the fact that fungal and bacterial counterparts of leaf litter have a distinct community dynamics (Güsewell and Gessner 2009) during litter decomposition which could complicate the process of making predictions of ecosystem responses to climate changes.

Our understanding of the biogeographic distribution of microbial species would clearly benefit from more comprehensive sampling including a wider range of substrates and habitat types, so as to better reflect global biodiversity of microbes and biogeographic patterns. In particular, comparisons of different locations with similar climates would help reveal whether the community similarity across regions is temperature-driven, as our results suggest, and determine the relative tendency for bacteria and fungi to exhibit endemism or occur more ubiquitously.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

Acknowledgements

This research was supported by the European Regional Development Fund-Operational Competitiveness Programme (FEDER-POFC- COMPETE) (FCOMP-01-0124-FEDER-027793) and by national funds through the Portuguese Foundation for Science and Technology (FCT) through the project DiverseAquaFun-Molecular profiling of taxonomic, functional and genetic diversity of aquatic fungi along a pollution gradient (PTDC/AAG-GLO/3896/2012) granted to S. Seena, PEst-OE/BIA/UI4050/2014 granted to CBMA, and UID/MAR/04292/2013 granted to MARE. FCT also supported S. Seena and O. Sobral (PTDC/AAG-GLO/3896/2012) and S. Seena (SFRH/BPD/103865/2014). We also thank I. Abrantes for providing laboratory facilities. We thank A.

Eguiguren and J. Martinez (Ecuador), S. Lamothe (France), M. Degebrodt (Germany), Lily C.Y. Ng (Hong Kong) and Charles Wahl (USA) for assistance in the field. The field work conducted in Ecuador was funded by the projects (DEB-1046408, DEB-1045960, and DEB-1045991). We thank the Ecuadorian Ministry of Environment (Permits: #56-IC-FAU/FLO-DPN/MA, MAE-DNB-CM-2015-0017), and the village of Oyacachi for access to sites. The field work conducted in the Azores was funded by (EXPL/AAG-GLO/0189/2013) and V. Ferreira was supported (IF/00129/2014).

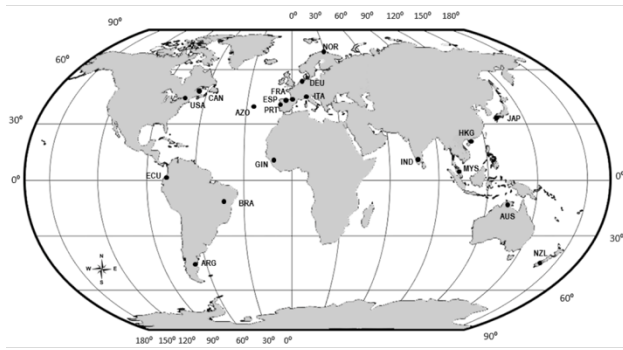
References

- Andam CP, Doroghazi JR, Campbell AN, Kelly PJ, Choudoir MJ and Buckley DH. (2016). A Latitudinal Diversity Gradient in Terrestrial Bacteria of the Genus *Streptomyces*. *mBio* 7(2):e02200-15, doi: 10.1128/mBio.02200-15.
- Anderson IC and Cairney JW. (2004). Diversity and ecology of soil fungal communities: increased understanding through the application of molecular techniques. *Environ Microbiol* 6, 769-779.
- APHA (1995). *Standard Methods for the Examination of Water and Waste Water*. Washington, DC: American Public Health Association, American Water Works Association and Water Environment Federation: Washington, DC.
- Azovsky A and Mazei Y. (2013). Do microbes have macroecology? Large-scale patterns in the diversity and distribution of marine benthic ciliates. *Global Ecol Biogeogr* 22: 163-172.
- Bass-Becking LGM. (1934). *Giobiologie of Inleiding Tot de Milieukunde* The Hague: The Netherlands.
- Bärlocher F and Kendrick B. (1974). Dynamics of fungal populations on leaves in a stream. *J Ecol* 62: 761-791.
- Bastian M, Heymann S, Jacomy M. (2009). Gephi: An Open Source Software For Exploring and Manipulating Networks. In International AAAI conference on weblogs and social media: San Jose, California.
- Battin TJ, Luyssaert S, Kaplan LA, Aufdenkampe AK, Richter A and Tranvik LJ. (2009). The boundless carbon cycle. *Nat Geosci* 2: 598-600.
- Bokulich NA, Rideau, JR, Kopylova E, Bolyen E, Patnode J, Ellett Z *et al.* (2015). A standardized, extensible framework for optimizing classification improves marker-gene taxonomic assignments. *PeerJ PrePrints* 3:e1502. <http://dx.doi.org/10.7287/peerj.preprints.934v2>.
- Boyer L, Pearson RG, Gessner MO, Barmuta LA, Ferreira V, Graça MA *et al.* (2011). A global experiment suggests climate warming will not accelerate litter decomposition in streams but might reduce carbon sequestration. *Ecol Lett* 14: 289-294.

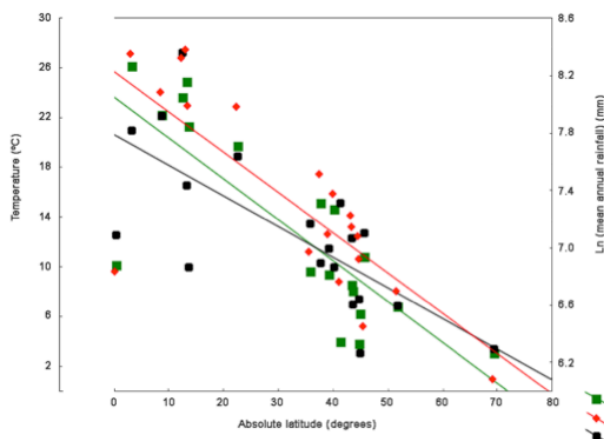
- Briggs JC (1995). *Global Biogeography* Elsevier: Amsterdam, Vol. 14.
- Caporaso JG, Lauber CL, Walters WA, Berg-Lyons D, Lozupone CA, Turnbaugh PJ *et al.* (2011). Global patterns of 16S rRNA diversity at a depth of millions of sequences per sample. *Proc Natl Acad Sci USA* 108 : 4516-4522.
- Chapin III FS Zavaleta ES, Eviner VT, Naylor RL, Vitousek PM, Reynolds HL *et al.* (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405: 234-242.
- Chauvet E and Suberkropp K. (1998). Temperature and sporulation of aquatic hyphomycetes. *Appl Environ Microbiol* 64: 1522-1525.
- Christiansen CT, Haugwitz MS, Priemé A, Nielsen CS, Elberling B, Michelsen A *et al.* (2017). Enhanced summer warming reduces fungal decomposer diversity and litter mass loss more strongly in dry than in wet tundra. *Glob Chang Biol* 23: 406-420.
- Clarke KR, Gorley RN. (2006). PRIMER, 6th edn PRIMER-E Ltd.: Plymouth, UK.
- Cox CB, Moore PD, Ladle RJ. (2016a). *Biogeography: An Ecological and Evolutionary Approach*, 9th edn Wiley-Blackwell: Oxford.
- Cox F, Newsham KK, Bol R, Dungait JAJ and Robinson CH. (2016b). Not poles apart: Antarctic soil fungal communities show similarities to those of the distant Arctic. *Ecol Lett* 19: 528-536.
- Duarte S, Seena S, Bärlocher F, Cassio F and Pascoal C. (2012). Preliminary Insights into the Phylogeography of Six Aquatic Hyphomycete Species. *Plos One* 7(9): e45289.
- Duarte S, Seena S, Bärlocher F, Pascoal C and Cassio F. (2013). A decade's perspective on the impact of DNA sequencing on aquatic hyphomycete research. *Fungal Biol Rev* 27: 19-24.
- Duarte S, Bärlocher F, Pascoal C and Cassio F. (2016). Biogeography of aquatic hyphomycetes: Current knowledge and future perspectives. *Fung Ecol* 19: 169-181.
- Edgar RC. (2010). Search and clustering orders of magnitude faster than BLAST. *Bioinformatics* 26: 2460-2461.
- Edgar RC. (2013). UPARSE: highly accurate OTU sequences from microbial amplicon reads. *Nature methods* 10: 996-998.
- Edgar RC, Haas BJ, Clemente JC, Quince C and Knight R. (2011). UCHIME improves sensitivity and speed of chimera detection. *Bioinformatics* 27: 2194-2200.
- Encalada AC, Calles J, Ferreira V, Canhoto CM and Graça MAS. (2010). Riparian land use and the relationship between the benthos and litter decomposition in tropical montane streams. *Freshwater Biol* 55: 1719-1733.
- Fierer N, McCain CM, Meir P, Zimmermann M, Rapp JM, Silman MR *et al.* (2011). Microbes do not follow the elevational diversity patterns of plants and animals. *Ecology* 92: 797-804.
- Foissner W. (1999). Protist diversity: Estimates of the near-imponderable. *Protist* 150: 363-368.
- Frossard A, Gerull L, Mutz M and Gessner MO. (2013). Litter Supply as a Driver of Microbial Activity and Community Structure on Decomposing Leaves: a Test in Experimental Streams. *Appl Environ Microbiol* 79: 4965-4973.
- Fuhrman JA, Steele JA, Hewson I, Schwalbach MS, Brown MV, Green JL *et al.* (2008). A latitudinal diversity gradient in planktonic marine bacteria. *Proc Natl Acad Sci* 105: 7774-7778.
- Gessner MO, Thomas M, Jean-Louis A-M and Chauvet E (1993). Stable successional patterns of aquatic hyphomycetes on leaves decaying in a summer cool stream. *Mycol Res* 97: 163-172.
- Gessner MO, Swan CM, Dang CK, Mckie BG, Bardgett RD, Wall DH *et al.* (2010). Diversity meets decomposition. *Trends Ecol Evol* 25: 372-380.
- Graça MAS, Hyde K and Chauvet E. (2016). Aquatic hyphomycetes and litter decomposition in tropical – subtropical low order streams. *Fungal Ecol* 19: 182-189.
- Graça MAS and Ferreira RCF. (1995). The ability of selected aquatic hyphomycetes and terrestrial fungi to decompose leaves in freshwater. *Sydowia* 47: 167-179.
- Güsewell S and Gessner MO (2009). N : P ratios influence litter decomposition and colonization by fungi and bacteria in microcosms. *Funct Ecol* 23: 211-219.
- Handa IT, Aerts R, Berendse F, Berg MP, Bruder A, Butenschoten O *et al.* (2014). Consequences of biodiversity loss for litter decomposition across biomes. *Nature* 509: 218-221.
- Hawkins BA, Porter EE and Felizola Diniz-Filho JA (2003). Productivity and history as predictors of the latitudinal diversity gradient of terrestrial birds. *Ecology* 84: 1608-1623.
- Hawkins BA and Felizola Diniz-Filho JA (2004). Latitude and geographic patterns in species richness. *Ecography* 27: 268-272.
- Hayer M, Schwartz E, Marks JC, Koch BJ, Morrissey EM, *et al.* (2016). Identification of Growing Bacteria During Litter Decomposition in Freshwater Through H218O Quantitative Stable Isotope Probing. *Environ Microbiol Rep* 8: 975-982.
- Hillebrand H. (2004). On the generality of the latitudinal diversity gradient. *Am Nat* 163: 192-211.
- Holden J (2012). *An Introduction to Physical Geography and the Environment*, vol. 3rd Edn Pearson education limited: England.
- Howard PJA and Frankland JC. (1974). Effects of certain full and partial sterilization treatments on leaf litter. *Soil Biol Biochem* 6:117-123.
- Jetz W, Sekercioglu CH and Bohning-Gaese K (2008). The worldwide variation in avian clutch size across species and space. *PLoS Biol* 6: 2650-2657.
- Ladau J, Sharpton TJ, Finucane, MM, Jospin G, Kembel SW, *et al.* (2013). Global marine bacterial

- diversity peaks at high latitudes in winter. *ISME J* 7: 1669-1677.
- Lan YM, Rosen G and Hershberg R. (2016). Marker genes that are less conserved in their sequences are useful for predicting genome-wide similarity levels between closely related prokaryotic strains. *Microbiome* 4:18
- Martinez A, Larranaga A, Perez J, Descals E and Pozo J (2014). Temperature affects leaf litter decomposition in low-order forest streams: field and microcosm approaches. *FEMS Microbiol Ecol* 87: 257-267.
- McMurdie PJ and Holmes S (2014). Waste Not, Want Not: Why Rarefying Microbiome Data Is Inadmissible. *PLoS Comput Biol* 10(4): e1003531.
- Milici M, Tomasch J, Wos-Oxley ML, Wang H, Jauregui R, Camarinha-Silva A *et al.* (2016). Low diversity of planktonic bacteria in the tropical ocean. *Sci Rep* 6: 19054.
- Mittelbach GG, Schemske DW, Cornell HV, Allen AP, Brown JM, Bush MB *et al.* (2007). Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecol Lett* 10: 315-331.
- Nikolcheva LG, Bourque T and Bärlocher F. (2005). Fungal diversity during initial stages of leaf decomposition in a stream. *Mycol Res* 109: 246-253.
- Olson DM, Dinerstein E, Wikramanayake ED, Burgess ND, Powell, GVN, *et al.* (2001). Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth: A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience* 51: 933-938.
- O'Malley MA (2007). The nineteenth century roots of 'everything is everywhere'. *Nat Rev Microbiol* 5: 647-651.
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB *et al.* (2011). *vegan*: Community Ecology Package. R package version 1.17-8.
- Parmesan C and Yohe G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421: 37-42.
- Peay KG, Kennedy PG and Bruns T D. (2008). Fungal community ecology: a hybrid beast with a molecular master. *Bioscience*, 58: 799-810.
- Peay KG, Kennedy PG and Talbot JM. (2016). Dimensions of biodiversity in the Earth mycobiome. *Nat Rev Micro* 14: 434-447.
- Perkins DM, Yvon-Durocher G, Demars BOL, Reiss J, Pichler DE, Friberg N *et al.* (2012). Consistent temperature dependence of respiration across ecosystems contrasting in thermal history. *Global Change Biol* 18: 1300-1311.
- Perez TM, Stroud JT and Feeley KJ. (2016). Thermal trouble in the tropics. *Science*, 351: 1392-1393
- Pölme S, Bahram M, Yamanaka T, Nara K, Dai YC, Grebenc T *et al.* (2013). Biogeography of ectomycorrhizal fungi associated with alders (*Alnus* spp.) in relation to biotic and abiotic variables at the global scale. *New Phytol* 198: 1239-1249.
- Pölme S, Bahram M, Kõljalg U and Tedersoo L. (2014). Global biogeography of *Alnus*-associated *Frankia* actinobacteria. *New Phytol* 204: 979-988.
- Romani AM, Fischer H, Mille-Lindblom C and Tranvik LJ. (2006). Interactions of bacteria and fungi on decomposing litter: differential extracellular enzyme activities. *Ecology* 87: 2559-2569.
- R Development Core Team. (2011). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R foundation for statistical computing: Vienna, Austria.
- Sandifer PA, Sutton-Grier AE and Ward BP. (2015). Exploring connections among nature, biodiversity, ecosystem services, and human health and well-being: Opportunities to enhance health and biodiversity conservation. *Ecosyst Serv* 12: 1-15.
- Schneider T, Keiblinger KM, Schmid E, Sterflinger-Gleixner K, Ellersdorfer G, Roschitzki B *et al.* (2012). Who is who in litter decomposition? Metaproteomics reveals major microbial players and their biogeochemical functions. *ISME J* 6: 1749-1762.
- Strahler AN. (1957). Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Trans. Am. Geophys.* 38: 913-920.
- Sul WJ, Oliver TA, Ducklow HW, Amaral-Zettler LA and Sogin ML. (2013). Marine bacteria exhibit a bipolar distribution. *Proc Natl Acad Sci USA* 110: 2342-2347.
- Talbot JM, Bruns TD, Taylor JW, Smith DP, Branco S, Glassman SI *et al.* (2014). Endemism and functional convergence across the North American soil mycobiome. *Proc Natl Acad Sci USA* 111: 6341-6346.
- Tank JL, Rosi-Marshall EJ, Griffiths NA, Entrekin SA and Stephen ML (2010). A review of allochthonous organic matter dynamics and metabolism in streams. *J N Am Benthol Soc* 29: 118-146.
- Taylor JW, Turner E, Townsend JP, Dettman JR and Jacobson D. (2006). Eukaryotic microbes, species recognition and the geographic limits of species: examples from the kingdom Fungi. *Philos Trans R Soc* 361: 1947-1963.
- Tedersoo L, Bahram M, Polme S, Kõljalg U, Yorou NS, Wijesundera R *et al.* (2014). Fungal biogeography. Global diversity and geography of soil fungi. *Science* 346: 1256688.
- Vinson MR and Hawkins CP (2003). Broad-scale geographical patterns in local stream insect genera richness. *Ecography* 26: 751-767.
- Wall DH, Nielsen UN and Six J (2015). Soil biodiversity and human health. *Nature* 528: 69-76.
- White TJ, Bruns TD, Lee S, Taylor J. (1990). Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: Innis MA, Gelfand DH, Sninsky JJ, White TJ (eds). *PCR Protocols: A Guide to Methods and Applications*. Academic Press: NY, USA, pp 315-321.
- Woodward G, Gessner MO, Giller PS, Gulis V, Hladyz S, Lecerf A *et al.* (2012). Continental-Scale Effects of Nutrient Pollution on Stream Ecosystem Functioning. *Science* 336: 1438-1440.

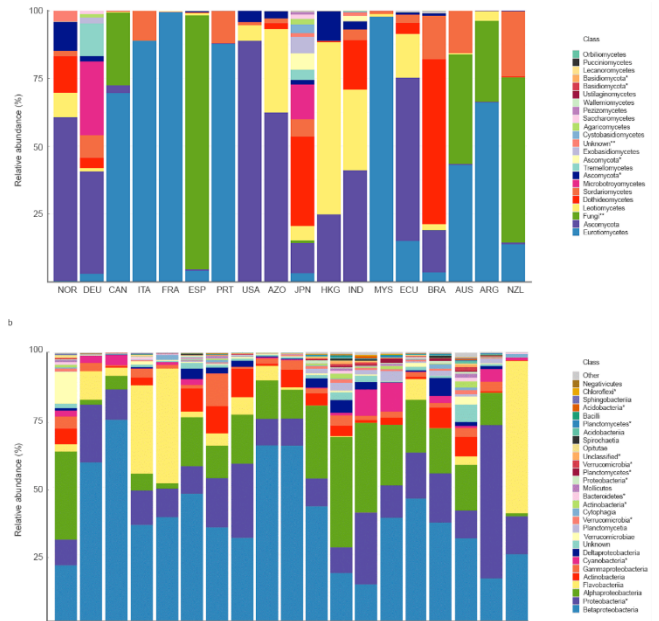
- Zhang JJ, Kobert K, Flouri T and Stamatakis A (2014). PEAR: a fast and accurate Illumina Paired-End reAd mergeR. *Bioinformatics* 30: 614-620.
- Zhou J, Deng Y, Shen L, Wen C, Yan Q, Ning D *et al.* (2016). Temperature mediates continental-scale diversity of microbes in forest soils. *Nat Comm* 7: 12083.
- Zuur A, Ieno EN, Smith GM (2007). Analyzing ecological data. Statistics for Biology and Health. Springer Science & Business Media.



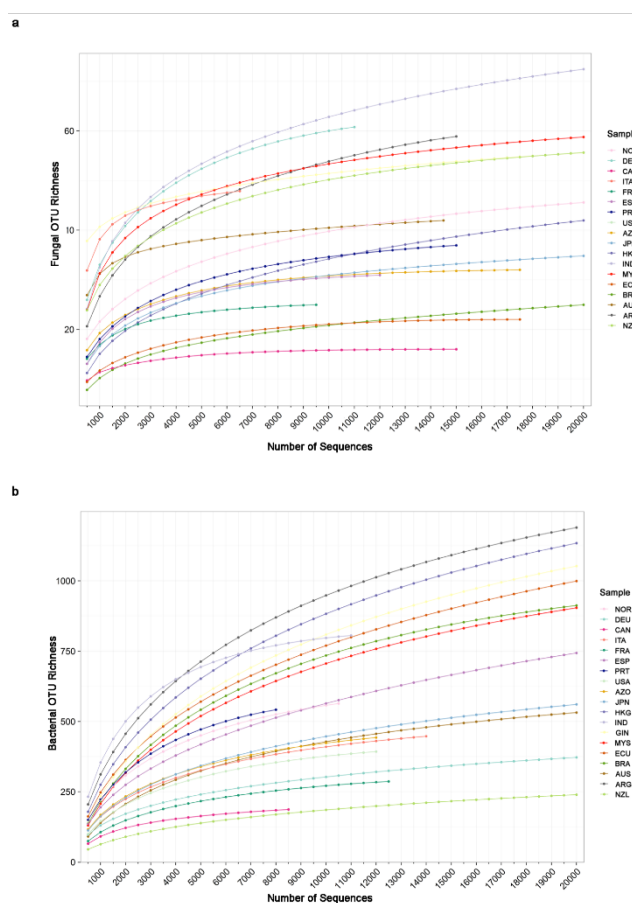
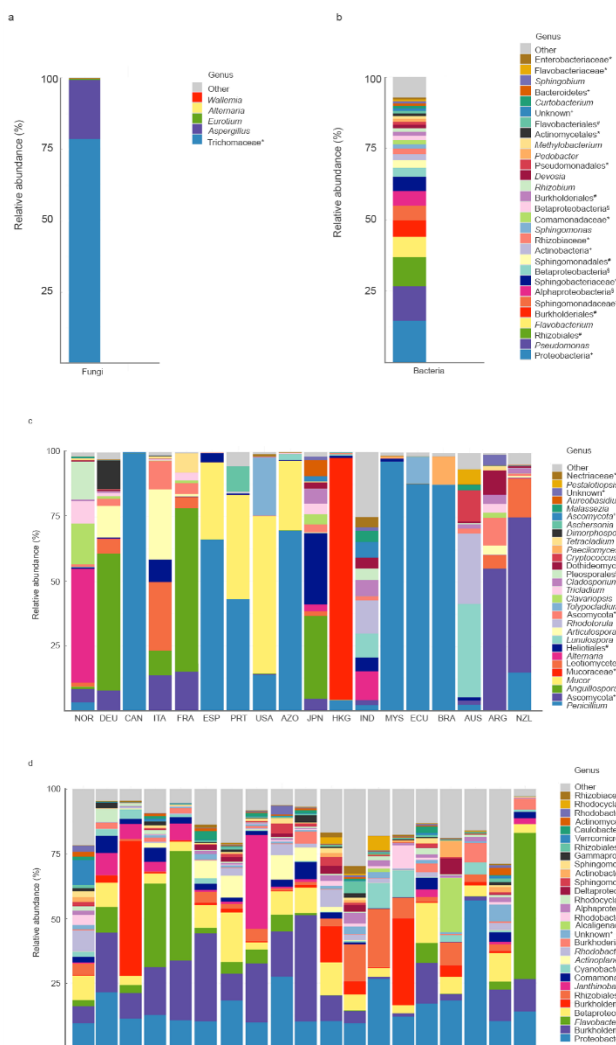
Supplementary Figure S1: Study streams distribution across the globe. Norway (NOR), Germany (DEU), Canada (CAN), Italy (ITA), France (FRA), Spain (ESP), Portugal (PRT), United States of America (USA), Azores (AZO), Japan (JPN), Hong Kong (HKN), India (IND), Guinea (GIN), Malaysia (MYS), Ecuador (ECU), Brazil (BRA), Australia (AUS), Argentina (ARG), New Zealand (NZL).



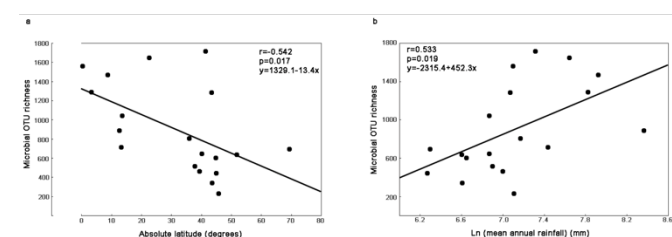
Supplementary Figure S2: Linear regression model, correlation coefficient (r), and p -value of the relationships between latitude and mean stream water temperature (\blacktriangle ; $y=23.6-0.33^*x$, $r=-0.801$, $p<0.0001$), mean annual air temperature (\blacklozenge ; $y=20.8-0.24^*x$, $r=-0.588$, $p<0.01$) and the natural logarithm of the mean annual rainfall (\bullet ; $y=7.79-0.02^*x$, $r=-0.729$, $p<0.001$), $n=19$.



Supplementary Figure S3: Barplots of relative abundance of fungal (a) and bacterial (b) Class in all the streams across the globe. Classification limited to Phylum* and Kingdom**. For locations of stream sites see supplementary Figure S1.



Supplementary Figure S5: Rarefaction curves of fungal (a) and bacterial (b) samples in all the streams across the globe. For locations of stream sites see supplementary Figure S1.



Supplementary Figure S6: Linear regression model, correlation coefficient (r), and p-value of the relationships between microbial OTU richness and absolute latitude (a) and natural logarithm of the mean annual rainfall (b).

List of Supplementary Tables (available online)

Supplementary Table S1: Geographical location and environmental characteristics of 19 stream sites on five continents.

Supplementary Table S2: Average physico-chemical characteristics and nutrient concentrations of the streams across the globe.

Supplementary Table S3: Fungal operational taxonomic units (OTUs) after quality filtering

Supplementary Table S4: Bacterial and Archaeal operational taxonomic units (OTUs) after quality filtering

Supplementary Table S5: Global and locational relative proportion (%) of fungi (Class and Phylum).

Supplementary Table S6: Global and locational relative proportion (%) of Bacteria and Archaea (Class and Phylum)

Supplementary Table S7: Fungal operational taxonomic units (OTUs) after quality filtering in alder leaves before colonisation

Supplementary Table S8: Bacterial and Archaeal operational taxonomic units (OTUs) after quality filtering in alder leaves before colonisation

Supplementary Table S9: Bacterial endemic species (100%) occurring in all the locations

Supplementary Table S10: Endemic bacterial species (100%) occurring in all the locations

Supplementary Table S11: Occurrence of fungal endemic species in one and two locations and their biogeographic regions

Supplementary Table S12: Occurrence of bacterial endemic species in one and two locations and their biogeographic regions

Supplementary Table S13: Occurrence of cosmopolitan bacterial species

Supplementary Table S14: Occurrence of cosmopolitan fungal species

Tableaux supplémentaires de données d'inventaire

Hyphomycètes aquatiques

Tableau 1 : liste des espèces d'hyphomycètes aquatiques identifiées dans les sites de la Haute-Guinée (bassin du Milo)

| Espèces |
|--|
| <i>Beltrania rhombica</i> Penzig |
| <i>Campylospora chaetocladia</i> Ranzoni |
| <i>Clavariopsis aquatica</i> De Wildeman |
| <i>Clavariopsis brachycladia</i> Tubaki |
| <i>Clavariana aquatica</i> Nawawi |
| <i>Helicomyces colligatus</i> Moore |
| <i>Helicomyces torquatus</i> Lane et Shearer |
| <i>Lateriramulosa uni-inflata</i> Matsushima |
| <i>Lunulospora cymbiformis</i> Miura |
| <i>Lunulospora curvula</i> Ingold |
| <i>Triscelophorus acuminatus</i> Nawawi |
| <i>Triscelophorus monosporus</i> Ingold |
| <i>Varicosporium elodeae</i> Kegel |

Tableau 2 : liste des espèces d'Hyphomycètes aquatiques identifiées dans les sites de la Guinée Forestière(Ziama)

Espèces

| |
|---|
| <i>Anguillospora longissima</i> (Sacc. Et Syd.) Ingold |
| <i>Arbusculina irregularis</i> (Petersen) Marvanova and Descals |
| <i>Articulospora tetracladia</i> Ingold |
| <i>Beltrania rhombica</i> Penzig, |
| <i>Camposporium pellucidum</i> (Grove) Hughes |
| <i>Camposporium antennatum</i> Harkness |
| <i>Campylospora chaetocladia</i> Ranzoni |
| <i>Campylospora filicladia</i> Nawawi |
| <i>Clavariana aquatica</i> Nawawi |
| <i>Clavariopsis aquatica</i> De Wildeman |
| <i>Clavariopsis brachycladia</i> Tubaki |
| <i>Flabellospora acuminata</i> Descals |
| <i>Flabellospora verticillata</i> Alasoadura |
| <i>Helicomycetes colligatus</i> Moore |
| <i>Helicomycetes torquatus</i> Lane et Shearer |
| <i>Isthmotricladia gombakiensis</i> Nawawi |
| <i>Lateriramulosa uni-inflata</i> Matsushima |
| <i>Lemonniera centrosphaera</i> Marvanova |
| <i>Lunulospora cymbiformis</i> Miura |
| <i>Lunulospora curvula</i> Ingold |
| <i>Phalangispora constricta</i> Nawawi et Webster |
| <i>Trifurcospora irregularis</i> (Matsush.) Ando & Tubaki |
| <i>Triscelophorus acuminatus</i> Nawawi |
| <i>Trisulcosporium acerinum</i> H.J. Huds et B. Sutton |
| <i>Variocladium giganteum</i> (Iqbal) Descals et Marvanova |
| <i>Varicosporium elodeae</i> Kegel |
| <i>Varicosporium tricladiiforme</i> Roldan et Marvanova |
| <i>Varicosporium</i> sp |

Macroinvertébrés benthiques

Stations HG

**Tableau 1. Station DN
(Diaman)**

| Ordre | Famille | Genre | Abondance |
|---------------|-----------------|----------------------|-----------|
| Oligochète | Lumbriculidae | <i>Lumbriculidae</i> | 4 |
| Mollusque | Planorbidae | <i>Bilinus</i> | 3 |
| Crustacé | Asellidae | <i>Asellus</i> | 9 |
| Crustacé | Potamonauthidae | <i>Potamonautes</i> | 5 |
| Ephéméroptère | Baetidae | <i>Baetis</i> | 5 |
| Ephéméroptère | Leptophlebiidae | <i>Adenophlebia</i> | 7 |
| Hétéroptère | Naucoridae | <i>Naucoris</i> | 16 |
| Hétéroptère | Notonectidae | <i>Notonecta</i> | 4 |
| Hétéroptère | Nepidae | <i>Nepa</i> | 3 |
| Hétéroptère | Belostomatidae | <i>Appasus</i> | 5 |
| Coléoptère | Elmidae | <i>Limnius</i> | 6 |
| Coléoptère | Helodidae | <i>Elodes</i> | 7 |
| Coléoptère | Helodidae | <i>Cyphon</i> | 19 |
| Coléoptère | Hydraenidae | <i>Hydraena</i> | 8 |
| Coléoptère | Dytiscidae | <i>Hydrovatus</i> | 49 |
| Coléoptère | Haliplidae | <i>Peltodytes</i> | 5 |
| Diptère | Chironomidae | <i>Chironomus</i> | 10 |

**Tableau 2. Station DJS
(Djessé)**

| Ordre | Famille | Genre | Abondance |
|-------------|--------------|--------------------|-----------|
| Mollusque | Sphaeridae | <i>Sphaerium</i> | 21 |
| Crustacé | Atyidae | <i>Caridina</i> | 24 |
| Odonate | Gomphidae | <i>Paragomphus</i> | 8 |
| Odonate | Aeschnidae | <i>Aeschna</i> | 3 |
| Hétéroptère | Corixidae | <i>Micronecta</i> | 2 |
| Hétéroptère | Gerridae | <i>Gerris</i> | 3 |
| Hétéroptère | Veliidae | <i>Velia</i> | 5 |
| Coléoptère | Hydraenidae | <i>Hydraena</i> | 6 |
| Coléoptère | Gyrinidae | <i>Aulonogyrus</i> | 4 |
| Coléoptère | Dytiscidae | <i>Hydrovatus</i> | 6 |
| Diptère | Chironomidae | <i>Chironomus</i> | 22 |

**Tableau 3. Station SBR
(Sibiri)**

| Ordre | Famille | Genre | Abondance |
|---------------|----------------|--------------------|-----------|
| Mollusque | Planorbidae | <i>Bilinus</i> | 2 |
| Crustacé | Atyidae | <i>Caridina</i> | 3 |
| Arachnide | Araignée | <i>Araignée</i> | 12 |
| Odonate | Lestidae | <i>Lestes</i> | 23 |
| Epheméroptère | Baetidae | <i>Baetis</i> | 7 |
| Hétéroptère | Belostomatidae | <i>Appasus</i> | 25 |
| Hétéroptère | Notonectidae | <i>Anisops</i> | 6 |
| Hétéroptère | Veliidae | <i>Velia</i> | 8 |
| Hétéroptère | Gerridae | <i>Gerris</i> | 3 |
| Coléoptère | Gyrinidae | <i>Aulonogyrus</i> | 10 |
| Coléoptère | Elmidae | <i>Limnius</i> | 17 |
| Coléoptère | Helodidae | <i>Elodes</i> | 23 |
| Coléoptère | Helodidae | <i>Cyphon</i> | 31 |
| Coléoptère | Dytiscidae | <i>Hydrovatus</i> | 20 |
| Diptère | Chironomidae | <i>Chironomus</i> | 6 |

Tableau 4. Station Wan (WN)

| Ordre | Famille | Genre | Abondance |
|-------------|----------------|----------------------|-----------|
| Oligochète | Lumbriculidae | <i>Lumbriculidae</i> | 9 |
| Achète | Hirudidae | <i>Sangsue</i> | 11 |
| Mollusque | Lymnaeidae | <i>Lymnaea</i> | 7 |
| Mollusque | Planorbidae | <i>Bulinus</i> | 3 |
| Hétéroptère | Notonectidae | <i>Anisops</i> | 5 |
| Hétéroptère | Belostomatidae | <i>Appasus</i> | 21 |
| Hétéroptère | Nepidae | <i>Nepa</i> | 11 |
| Hétéroptère | Hydrometridae | <i>Hydrometra</i> | 2 |
| Coléoptère | Gyrinidae | <i>Aulonogyrus</i> | 5 |
| Coléoptère | Hydraenidae | <i>Hydraena</i> | 7 |
| Coléoptère | Elmidae | <i>Limnius</i> | 8 |
| Coléoptère | Helodidae | <i>Elodes</i> | 12 |
| Coléoptère | Dytiscidae | <i>Hydrovatus</i> | 8 |
| Coléoptère | Dytiscidae | <i>Hydrocanthus</i> | 83 |

**Tableau 5. Station LMB
(Limbo)**

| Ordre | Famille | Genre | Abondance |
|---------------|----------------|-----------------------|-----------|
| Oligochète | Liumbriculidae | <i>Liumbriculidae</i> | 2 |
| Mollusque | Planorbidae | <i>Bulinus</i> | 5 |
| Mollusque | Sphaeridae | <i>Sphaerium</i> | 2 |
| Ephemeroptère | Baetidae | <i>Baetis</i> | 5 |
| Odonate | Libellulidae | <i>Libellula</i> | 16 |
| Odonate | Gomphidae | <i>Gomphus</i> | 7 |
| Hétéroptère | Nepidae | <i>Nepa</i> | 3 |
| Hétéroptère | Notonectidae | <i>Notonecta</i> | 2 |
| Hétéroptère | Corixidae | <i>Micronecta</i> | 11 |
| Hétéroptère | Gerridae | <i>Gerris</i> | 3 |
| Coléoptère | Gyrinidae | <i>Aulonogyrus</i> | 7 |
| Coléoptère | Hydrophilidae | <i>Hydrochara</i> | 18 |
| Coléoptère | Helodidae | <i>Cyphon</i> | 23 |
| Coléoptère | Dytiscidae | <i>Hydrovatus</i> | 17 |
| Diptère | Chironomidae | <i>Chironomus</i> | 85 |

**Tableau 6. Station
Kounankoro (KON)**

| Ordre | Famille | Genre | Abondance |
|-------------|----------------|---------------------|-----------|
| Odonate | Gomphidae | <i>Gomphus</i> | 12 |
| Hétéroptère | Nepidae | <i>Nepa</i> | 10 |
| Hétéroptère | Belostomatidae | <i>Appasus</i> | 2 |
| Hétéroptère | Notonectidae | <i>Anisops</i> | 2 |
| Hétéroptère | Naucoridae | <i>Naucoris</i> | 5 |
| Hétéroptère | Corixidae | <i>Corixa</i> | 2 |
| Coléoptère | Helodidae | <i>Elodes</i> | 58 |
| Coléoptère | Gyrinidae | <i>Aulonogyrus</i> | 4 |
| Coléoptère | Hydraenidae | <i>Hydraena</i> | 34 |
| Coléoptère | Hydrochidae | <i>Hydrochus</i> | 13 |
| Coléoptère | Hydrophilidae | <i>Hydrochara</i> | 16 |
| Coléoptère | Halplidae | <i>Peltodytes</i> | 2 |
| Coléoptère | Dytiscidae | <i>Hydrocanthus</i> | 144 |
| Coléoptère | Dytiscidae | <i>Hydrovatus</i> | 223 |

2. Station de GF

**Tableau 1. Station NL
(Noulava)**

| Ordre | Famille | Genre | Abondance |
|-------------|---------------|--------------------|-----------|
| Décapode | Atyidae | <i>Caridina</i> | 87 |
| Arachnide | Araignée | <i>Araignée</i> | 3 |
| Odonate | Gomphidae | <i>Gomphus</i> | 7 |
| Hétéroptère | Veliidae | <i>Velia</i> | 17 |
| Hétéroptère | Gerridae | <i>Gerris</i> | 10 |
| Coléoptère | Gyrinidae | <i>Orectogyrus</i> | 5 |
| Coléoptère | Hydrophilidae | <i>Hydrophilus</i> | 6 |

Tableau 2. Station FAM (Facély mara)

| Ordre | Famille | Genre | Abondance |
|-------------------|-----------------|-----------------------|-----------|
| Crustacé décapode | Atyidae | <i>Caridina</i> | 49 |
| Arachnide | Araignées | <i>Araignée</i> | 6 |
| Odonate | Libellula | <i>Libellula</i> | 3 |
| Odonate | Gomphidae | <i>Gomphus</i> | 3 |
| Odonate | Chlorocyphidae | <i>Chlorocyphidae</i> | 5 |
| Odonate | Calopterygidae | <i>Calopteryx</i> | 4 |
| Ephemeroptère | Leptophlebiidae | <i>Leptophlebia</i> | 3 |
| Plécoptère | Perlidae | <i>Neoperla</i> | 4 |
| Hétéroptère | Nepidae | <i>Ranatra</i> | 2 |
| Hétéroptère | Gerridae | <i>Gerris</i> | 7 |
| Hétéroptère | Veliidae | <i>Velia</i> | 3 |
| Coléoptère | Gyrinidae | <i>Orectogyrus</i> | 5 |
| Coléoptère | Hydraenidae | <i>Hydraena</i> | 5 |
| Diptère | Athericidae | <i>Athericidae</i> | 2 |

**Tableau 3. Station BT
(Botadjié)**

| Ordre | Famille | Genre | Abondance |
|--------------|---------------|--------------------|-----------|
| Hirudinés | Hiridinae | <i>Sangsue</i> | 12 |
| Mollusque | Sphaeridae | <i>Sphaerium</i> | 4 |
| Arachnides | Araignée | <i>Araignée</i> | 3 |
| Odonates | Aeshnidae | <i>Aeshna</i> | 3 |
| Odonates | Lestidae | <i>Lestes</i> | 12 |
| Odonates | Libellulidae | <i>Libellula</i> | 7 |
| Hétéroptères | Nepidae | <i>Ranatra</i> | 2 |
| Hétéroptères | Hydrometridae | <i>Hydrometra</i> | 3 |
| Coléoptères | Gyrinidae | <i>Aulonogyrus</i> | 4 |
| Coléoptères | Dytiscidae | <i>Hydrovatus</i> | 6 |

**Tableau 4. Station WH
(Woh)**

| Ordre | Famille | Genre | Abondance |
|---------------|-----------------|---------------------|-----------|
| Décapode | Atyidae | <i>Caridina</i> | 12 |
| Arachnide | Araignée | | 3 |
| Odonate | Libellulidae | <i>Libellula</i> | 6 |
| Odonate | Gomphidae | <i>Paragomphus</i> | 2 |
| Odonate | Lestidae | <i>Lestes</i> | 5 |
| Odonate | Chlorocyphidae | <i>Chlorocypha</i> | 4 |
| Ephéméroptère | Leptophlebiidae | <i>Adenophlebia</i> | 4 |
| Plécoptère | Perlidae | <i>Neoperla</i> | 2 |
| Hétéroptère | Gerridae | <i>Gerris</i> | 8 |
| Hétéroptère | Veliidae | <i>Velia</i> | 5 |
| Coléoptère | Gyrinidae | <i>Orectogyrus</i> | 6 |
| Coléoptère | Gyrinidae | <i>Aulonogyrus</i> | 4 |

Tableau 5. Station KOM (Koimoloda)

| Ordre | Famille | Genre | Abondance |
|--------------|----------------|---------------------|-----------|
| Crustacés | Atyidae | <i>Caridina</i> | 30 |
| Crustacés | Potamonautidae | <i>Liberaunotes</i> | 3 |
| Arachnide | Araignée | <i>Araignée</i> | 3 |
| Odonates | Gomphidae | <i>Gomphus</i> | 2 |
| Odonates | Libellulidae | <i>Libellula</i> | 2 |
| Odonates | Lestidae | <i>Lestes</i> | 1 |
| Odonates | Aeshnidae | <i>Aeshna</i> | 2 |
| Hétéroptères | Nepidae | <i>Ranatra</i> | 3 |
| Hétéroptères | Naucoridae | <i>Naucoris</i> | 1 |
| Hétéroptères | Belostomatidae | <i>Appasus</i> | 1 |
| Hétéroptères | Gerridae | <i>Gerris</i> | 8 |
| Hétéroptères | Veliidae | <i>Velia</i> | 13 |
| Coléoptères | Elmidae | <i>Elmis</i> | 10 |
| Coléoptères | Dytiscidae | <i>Hydrovatus</i> | 1 |
| Coléoptères | Hydraenidae | <i>Hydraena</i> | 2 |
| Coléoptères | Gyrinidae | <i>Orectogyrus</i> | 4 |

**Tableau 6. Station VRE
(Vèrè)**

| Ordre | Famille | Genre | Abondance |
|-------------|-----------------|---------------------|-----------|
| Décapode | Atyidae | <i>Caridina</i> | 23 |
| Décapodes | Potamonauthidae | <i>Liberaunotes</i> | 5 |
| Arachnide | Araignée | <i>Araignée</i> | 5 |
| Odonate | Aeshnidae | <i>Aeshna</i> | 3 |
| Odonate | Libellulidae | <i>Libellula</i> | 8 |
| Odonate | Lestidae | <i>Lestes</i> | 7 |
| Hétéroptère | Gerridae | <i>Gerris</i> | 9 |
| Hétéroptère | Veliidae | <i>Velia</i> | 5 |
| Hétéroptère | Notonectidae | <i>Notonecta</i> | 12 |
| Hétéroptère | Hydrometridae | <i>Hydrometra</i> | 5 |
| Hétéroptère | Naucoridae | <i>Naucoris</i> | 4 |
| Coléoptère | Gyrinidae | <i>Orectogyrus</i> | 5 |
| Coléoptère | Dytiscidae | <i>Hydrovatus</i> | 6 |
| Coléoptère | Elmidae | <i>Elmis</i> | 7 |

Benthic macroinvertebrates and aquatic hyphomycetes: diversity and implication in Guinean stream ecosystem functioning

Abstract

Benthic macroinvertebrates and aquatic hyphomycetes are major components of the biocenosis of headwater ecosystems. Both of them contribute to essential ecosystem functions like leaf litter decomposition as part of the organic carbon cycling. Such a process is vital for woodland streams or riparian tree-lined rivers. While this process is very well documented for temperate regions, the contribution of both types of decomposers, *i.e.* fungi and invertebrates, remains poorly understood in the tropics partly due to the large ecogeographic variability prevailing in this biome. The present thesis dealt with two unexplored regions of Guinea (Forested Guinea and Upper Guinea) and was motivated by a double objective. First, it aimed at documenting the taxonomic and trophic diversity of benthic macroinvertebrate communities together with the composition of aquatic hyphomycete assemblages. The second objective was to characterize leaf litter decomposition and leaf-associated decomposers, particularly in the perspective of quantifying the relative contribution of both decomposer types. The latter study specifically addressed the hypothesis of a greater importance of fungal decomposers at low latitudes compared to higher latitudes where the activity of invertebrate decomposers prevails.

An exploratory survey conducted in 12 streams revealed the occurrence of 45 taxa belonging to the macrobenthic fauna of West Africa and including a new genus, *Asellus*, which completes the list of known crustacean taxa of Guinea. Both regions differed in the importance of the Functional Feeding Groups: shredders, mainly consisting in shrimps, dominated in Forested Guinea whereas scrapers were abundant in the savannah streams of Upper Guinea, which were characterized by scarce riparian vegetation. In stream water and foam, a total of 29 species of aquatic hyphomycetes were identified. Moreover, 9 additional species were found as sporulating on leaves in litter decomposition experiments, which led to a total of 38 species for Guinea with 12 being new for Africa. This thesis thus substantially expanded the list of known species for Africa.

The experiments carried out in both regions showed a fast leaf litter decomposition, likely partly due to the high nutrient contents in litter, and a low diversity of leaf-associated decomposers. In the two studied temporary savannah streams, no leaf-associated invertebrates occurred. The latter was apparently compensated by a strong fungal activity as illustrated by very high mycelial biomass accrual. In the two studied streams of Forested Guinea, the occurrence of *Caridina africana* (Atyidae crustacean) as potential shredder could explain the leaf mass loss due to invertebrates, even though their density remained low. In both regions, the discrepancies between total and microbial decomposition rates were weak, highlighting a minute contribution of invertebrates and a major role of fungi thus supporting our hypothesis. The present results suggest that droughts resulted in low effects on the rate of leaf decomposition. Furthermore, leaf decomposition did not seem to be affected by the poor diversity of decomposers, *i.e.* invertebrates and aquatic hyphomycetes. Overall, the principles of leaf decomposition control by factors like the quality of leaf litter and the balanced involvement of both decomposer types do not appear to be fully applicable to tropical environments. Finally, the findings of this thesis suggest that the consequences of climatic change on the cycling of organic carbon in the aquatic ecosystems of West Africa, *i.e.* a region predicted to be particularly affected, could be mitigated by the dominance of organisms exhibiting a low vulnerability.

Résumé

Macroinvertébrés benthiques et hyphomycètes aquatiques représentent une part importante de la biocénose des cours d'eau de tête de bassin. D'un point de vue écologique, ils participent au recyclage du carbone organique à travers leur implication dans certaines fonctions écosystémiques telles que la décomposition de la litière. Ce processus est vital pour les cours d'eau forestiers ou bordés de ripisylve. Si celui-ci est aujourd'hui bien étudié en milieu tempéré, la contribution des deux types de décomposeurs (champignons et invertébrés) reste mal comprise en milieu tropical du fait de la variabilité éco-géographique prononcée de ce biome. Cette thèse qui concernait deux régions de Guinée jusque-là inexplorées, la Guinée Forestière et la Haute-Guinée, avait un double objectif. D'une part, il s'agissait de documenter la diversité taxonomique et trophique des communautés de macroinvertébrés benthiques et la composition des assemblages d'hyphomycètes aquatiques. D'autre part, la thèse visait à caractériser le processus de décomposition de la litière et les communautés de décomposeurs associés, notamment dans une perspective de quantification de la contribution de chacun des deux groupes. Cette dernière étude répondait ainsi à l'hypothèse d'une plus grande importance des décomposeurs fongiques aux faibles latitudes en comparaison des latitudes élevées où l'activité des décomposeurs invertébrés est prépondérante.

Une étude exploratoire menée sur 12 rivières a révélé une diversité de 45 taxons correspondant à la faune macrobenthique de l'Afrique de l'Ouest, et incluant un taxon nouveau, *Asellus*, s'ajoutant à la liste des crustacés connus de Guinée. Les deux régions d'étude se différençaient dans la composition des groupes trophiques : les déchetiques, essentiellement représentés par les crevettes, étaient dominants dans les cours d'eau de Guinée Forestière, et les racleurs abondaient dans ceux de savane en Haute-Guinée, caractérisés par une faible densité de la végétation riveraine. Par ailleurs, les prélèvements d'eau et d'écume ont décelé la présence de 29 espèces d'hyphomycètes aquatiques. A ces espèces viennent s'ajouter 9 autres identifiées sur les litières lors des expériences de décomposition portant ainsi à 38 le nombre d'espèces identifiées pour la Guinée au cours de cette thèse, dont 12 sont nouvelles pour le continent africain.

Les expériences menées dans les deux régions montrent une décomposition rapide, probablement en partie liée à la forte teneur en nutriments des litières, et une faible diversité des décomposeurs associés. Dans les deux cours d'eau temporaires de savane étudiés, les invertébrés associés aux litières étaient absents. Comme une compensation, l'activité des champignons était accrue, lesquels accumulaient une biomasse mycélienne très élevée. La présence de déchetiques potentiels (*Caridina africana*, crustacés Atyidae) a été notée dans les deux cours d'eau étudiés de Guinée Forestière mais leurs densités étaient faibles. Dans les deux régions, la différence entre les taux de décomposition totale et microbienne était faible, soulignant une importance minime des invertébrés et un rôle majeur des champignons et confirmant notre hypothèse. Il a également été montré au cours de cette thèse que les assèchements des cours d'eau avaient peu d'influence sur le taux de décomposition de la litière. Par ailleurs, une faible diversité des organismes décomposeurs, invertébrés et hyphomycètes aquatiques, ne semble pas altérer le processus de décomposition. Ainsi les lois générales basées sur les facteurs déterminants de la décomposition des litières tels que la qualité du matériel végétal ou un rôle équilibré entre les deux types de décomposeur, ne sont pas nécessairement transposables aux milieux tropicaux. Enfin, les résultats de cette thèse suggèrent que les conséquences du changement climatique sur le recyclage du carbone organique dans les écosystèmes aquatiques d'Afrique de l'Ouest, région pourtant prédite comme très affectée, pourraient être fortement tempérées par la prédominance d'organismes relativement peu vulnérables.